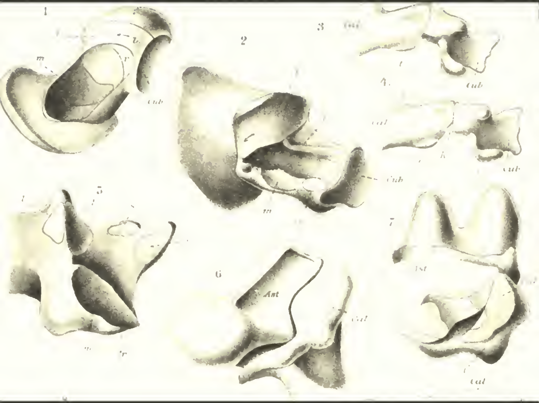


# Der Kampf der Theile im Organismus

Wilhelm Roux

# DER KAMPF DER THEILE IM ORGANISMUS.

EIN BEITRAG ZUR VERVOLLSTÄNDIGUNG DER MECHANISCHEN ZWECKMÄSSIGKEITSLEHRE

VON

DR. WILHELM ROUX,

PRIVATDOCENT UND ASSISTENT AM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU BRESLAU.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1881.

# Vorwort.

Bereits von vielen Autoren ist mehr oder minder erkannt worden, dass die Entwickelungslehre der Organismen in der Weise, wie sie von ihren Begründern geschaffen worden ist, trotz eminenter Leistungen nicht ganz ausreichend zur Ableitung aller Einrichtungen der Organismen sei; und je nach der feindlichen oder freundlichen Stellung dieser Autoren zur ganzen Lehre sind die Mängel bald unter Verkennung aller Leistungen in der übertriebensten Weise hervorgehoben, bald ruhig urtheilend abzuwägen versucht, bald kaum leise anzudeuten gewagt worden. Trotz dieser vielseitigen Kritik aber und der fleissigen Arbeit zur Ergänzung des Fehlenden scheint noch viel zu vervollständigen und noch mancher Mangel neu aufzuweisen.

Wenn ich mich nun im Folgenden bestrebe, die Unvollständigkeit nach einer der am wenigsten beachteten

Richtungen hin, nach der Richtung der Entstehung der feineren inneren Zweckmässigkeiten der thierischen Organismen hervorzuheben, und einen darauf hinzielenden Ergänzungsversuch vorlege, so geschieht es nicht in der Absicht, das Werk jener grossen Männer zu verkleinern, was übrigens auch nicht möglich sein würde, sondern es geschieht, um in dieser einen Richtung das Werk derselben nach dem Maasse meiner Kräfte abzurunden und zu festigen.

Wenn dabei das Wesentliche des von dem eingeführten Principe zu Leistenden gegenüber dem bereits Bekannten möglichst betont wurde, so geschah auch dieses nicht, um etwa den Autor auf Kosten des Verdienstes Jener vergrössern zu wollen, sondern um das Einzuführende durch Hervorhebung seiner Eigenart möglichst klar zu stellen. Sobald aber einmal das jetzt Neue anerkannt und recipirt sein wird, dann wird es auch von selber, seiner Bedeutung entsprechend, als bescheidener Theil des Ganzen, aus welchem es entsprungen ist und von welchem es getragen, ihm tragen helfen will, aufgefasst und ihm eingefügt werden.

Zunächst aber ist das hiermit dem Publikum Vorgelegte blos eine Skizze des behandelten Themas, und die thatsächliche Begründung des deductiv Entwickelten mag im Einzelnen manchmal etwas hypothetisch erscheinen und auch sein, wie das bei der Begründung eines neuen Gedankens auf zum grossen Theile altes, von früheren

Principien aus erworbenes Beobachtungsmaterial nicht wohl anders sein kann. Trotzdem aber gebe ich mich der Hoffnung hin, dass die angeführten neueren Beobachtungen, welche das Fundament bilden, die Folgerungen zu stützen vermögen, und dass der Gedanke der trophischen Wirkung der functionellen Reize und das aus ihm folgernde Princip der directen functionellen Selbstgestaltung des Zweckmässigen Anerkennung finden werden; sei es nun, dass ihnen diese Anerkennung schon jetzt zu Theil wird oder erst, nachdem durch die Arbeit der nächsten Jahre weitere Stützen gewonnen sein werden. Um das Neue mit den gegenwärtigen Anschauungen leichter zu verknüpfen, wurde nicht unterlassen darauf hinzuweisen, dass ganz ähnliche Principien trophischer Reizwirkung in den Lehren von den trophischen Nerven, von der Entstehung der Geschwülste und von der Sinneswahrnehmung nach E. Hering sich bereits einer mehr oder minder berechtigten Anerkennung erfreuen, wenngleich ich mich weder bei der Concipirung noch bei der vorliegenden Abfassung auf diese Gründe selber gestützt habe.

Die geringe Schätzung, welche theoretische Ableitungen gegenwärtig in manchen Kreisen finden, und welche tief unter der Schätzung der geringsten objectiven Beschreibung steht, war Veranlassung, sowohl meinerseits nicht zu viel Zeit auf die Ausführung und Darstellung dieses ersten Entwurfes zu verwenden, als auch die Zeit der

Leser nicht zu sehr durch Ausführlichkeit in Anspruch zu nehmen. Doch glaube ich, dass dadurch die Verständlichkeit und Bestimmtheit des Ganzen keine wesentliche Beeinträchtigung erfahren hat, und dass man aus dem angegebenen Grunde gern auch über den Mangel, resp. die Kürze historischer Darstellung hinwegsehen und zufrieden sein wird, Literaturangaben allein da vorzufinden, wo sie direct Bürgschaft zu leisten haben.

So empfehle ich denn die Arbeit der wissenschaftlichen Beachtung und Kritik.

Breslau, October 1880.

**W. Roux.**

# Inhalt.

# I.

## Die functionelle Anpassung.

### A. Leistungen derselben.

Das Problem einer Erklärung der Zweckmässigkeit in der Natur hat schon die ältesten Philosophen beschäftigt, und hat auch schon im classischen Zeitalter der Antike seine allgemeine und principiell vollständige Lösung durch Empedocles gefunden. Er erreichte bereits das Endziel der Zweckmässigkeitslehre: Die Erkenntniss der Art und Weise, auf welche Zweckmässiges sich bilden könne, ohne Einwirkung einer nach vorbedachten Zielen gestaltenden Kraft, rein aus mechanischen Gründen heraus.

Dieser grosse Denker fasste[1]) die materielle Grundsubstanz als das in sich unveränderliche Ursein, und liess sie gemischt und gestaltet werden durch die Kräfte der Liebe und des Hasses. In diesem mit zwei einander entgegenwirkenden Kräften versehenen Stoffgemenge musste ein lang dauernder Wechselkampf stattfinden, aus welchem blos die dauerfähigen Aggregationen schliesslich allein übrig bleiben konnten, da alle gebildeten Gruppirungen so lange immer wieder gelöst werden mussten, so lange in der Wechselwirkung noch stärkere Conglomerate sich bilden konnten.

1) Empedoclis Agrigentini fragmenta disposuit etc. H. Stein. Bonnae, 1852. p. 4. Aristoteles Phys. II 8.

So war durch ihn zum ersten Male die Möglichkeit der Entstehung sogenannter zweckmässiger Einrichtungen auf rein mechanische Weise, auf dem Wege der Ausmerzung aller sich in der Wechselwirkung der Kräfte nicht dauerfähig erweisenden Combinationen gefunden, und es war damit die Möglichkeit einer mechanischen Entstehung des in allen seinen Theilen so wunderbar zweckmässigen thierischen Organismus wenigstens philosophisch nachgewiesen.

Die Zweckmässigkeit war keine gewollte, sondern eine gewordene, keine teleologische, sondern eine naturhistorische, auf mechanische Weise entstandene; denn nicht das einem vorgefassten Zwecke entsprechende, sondern das, was die nothwendigen Eigenschaften zum Bestehen unter den gegebenen Verhältnissen hatte, blieb übrig.

Allein in diesem Sinne reden wir im Folgenden von Zweckmässigkeit.

Man könnte nun denken, dass dieser philosophischen Lösung der Aufgabe die empirische bald hätte nachfolgen müssen. Wer aber die Geschichte der griechischen Philosophie kennt, weiss, wie weit die Griechen noch in ihrer Weltanschauung gebunden waren, theils durch Mangel an Beobachtungen, theils durch falsche Beobachtungen, aus welchen sich ganze Reihen von Wahnvorstellungen ergaben, und dass die Fähigkeit, wirklich objectiv und mit Selbstkritik zu beobachten, nur einigen wenigen der bedeutendsten Männer zu Theil gewesen ist.

So wurde sowohl die Bedeutung der Empedocleïschen Lösung dieses grossen Problems nicht erkannt, geschweige denn, dass man sie für die Specialforschung genutzt hätte. Sie ging gänzlich verloren und musste auf dem mühsamen Wege empirischer, wissenschaftlicher Detailforschung, nach langem, vergeblichen Suchen vieler ausgezeichneter Männer, vollkommen

neu entdeckt werden. Dafür war es dieses Mal nicht blos eine philosophische, principielle Lösung, sondern eine exact wissenschaftliche.

Ch. Darwin und A. Wallace entdeckten, wie bekannt, nicht blos von neuem das Princip des Kampfes als die Ursache der mechanischen Entstehung des Zweckmässigen, sondern sie wiesen zugleich auch nach, dass in Folge der geometrischen Vermehrung der Organismen ein derartiger Kampf unter ihnen wirklich stattfinden müsse, und dass weiterhin in Folge der fortwährenden Variationen der Organismen in allen ihren Theilen auch immer die Möglichkeit des Uebrigbleibens eines Besseren vorhanden ist.

Indem die übriggebliebenen Wesen ihre bevorzugten Eigenschaften unter gleichzeitigen neuen Modificationen von diesem Fundament aus vererben, ist die Möglichkeit gegeben, von den neuen, im Mittel schon vollkommneren, Modificationen wiederum die besten auszulesen, so dass eine fortwährend steigende Vervollkommnung stattfinden muss. Und diese Vervollkommnung wird zugleich zu einer Mannigfaltigkeit der Formen führen, wenn, wie es thatsächlich der Fall ist, die äusseren auslesenden Bedingungen selber mannigfaltig und mit der Zeit wechselnde sind.

So ist mit dem Nachweise der Wirksamkeit des Selectionsprincipes und dem Hilfsprincip der Variabilität der Organismen und der äusseren Existenzbedingungen die Nothwendigkeit der Entstehung einer stetig sich steigernden Mannigfaltigkeit und Anpassung an die äusseren Bedingungen bewiesen, und damit zugleich die Möglichkeit eröffnet worden, die hochgradige Verschiedenheit und Complication der höheren Organismen durch allmähliche Umbildung aus niederen, einfachen, ja einfachsten Zuständen abzuleiten. Zu diesem Zwecke der Nachweisung der Entstehung der Arten

durch allmähliche weitergehende Differenzirungen nach bestimmten Richtungen und der Descendenz der höheren Organismen von niederen wurde die Lehre geschaffen, und an ihrer Vervollständigung nach dieser Seite hin seit zwanzig Jahren emsig gearbeitet.

Dagegen wurde weniger für die Erforschung der Entstehungsweise und -Ursachen der zweckmässigen Einrichtungen im **Innern**, sowohl zum Theil derjenigen, welche Speciescharaktere darstellen, als besonders der allgemeineren, ganzen Klassen oder Ordnungen gemeinsamen gethan, und daher auch die Lehre im Einzelnen noch nicht eingehend geprüft, ob sie fähig sei, alle vorhandenen inneren Zweckmässigkeiten der Organisation als nothwendige Folgerungen der bisher aufgestellten mechanischen Principien hervorgehen zu lassen, oder ob nicht noch andere Principien als helfend wirksam sowohl angenommen werden müssen als nachgewiesen werden können.

Da ich nach, wie ich glaube, eingehender Prüfung zu der letzteren Ansicht gekommen bin und diese hier darzulegen beabsichtige, so muss ich einmal den Nachweis führen, dass in der That die vorhandenen Principien nicht ausreichen, und fernerhin, dass ein oder mehrere andere Principien mitwirkend thätig gewesen sind.

Ich kam zu diesem Resultate bei der Anwendung der bisherigen Descendenzlehre zur Erklärung der in den Organismen sich findenden Einzelzweckmässigkeiten; und wir wollen im Folgenden uns eng an diese Aufgabe halten und daher die Descendenzlehre, soweit sie andere Verhältnisse betrifft, als bereits vollkommen sichergestellt und den Lesern ausreichend bekannt annehmen.

Das Zweckmässige entsteht nach Obigem vorwiegend oder fast ausschliesslich durch die Auslese aus beliebigen gestalt-

lichen Variationen einmal im *Kampfe um's Dasein*, zweitens durch die *geschlechtliche Auslese*. Von diesen beiden Principien ist das erste ein rein mechanisches, während über das letztere, infolge seiner Abhängigkeit von geistigen Einflüssen, noch kein definitives Urtheil gefällt werden kann. Da dieses letztere Princip für unsere Zwecke fast gar nicht in Betracht kommt, so können wir es mit dem ersteren zusammenfassen und ihnen bei der Untersuchung ihrer Leistungsfähigkeit ein gemeinsames Ausleseconto eröffnen.

Ausser ihnen ist aber schon von den Begründern der Descendenzlehre ein Princip der Umgestaltung mit angeführt worden, welches auf viel näherem Wege, als dem der Auslese aus beliebigen Variationen, welches direct das Zweckmässige hervorzubringen im Stande ist. Es ist dies das schon von *Lamarck* aufgestellte Princip der *Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches*. Dasselbe wird von den verschiedenen Autoren in sehr ungleichem Maasse als mitwirkend zugelassen, theils weil der Grad der Erblichkeit seiner Wirkung nur sehr schwierig und zumeist nicht sicher zu beurtheilen ist, theils wohl auch, weil man gar nichts über die Ursache desselben kennt und nicht weiss, ob es als ein mechanisches und alsdann möglichst auszubeutendes, oder als ein metaphysisches, teleologisches, möglichst zu unterdrückendes aufzufassen ist.

Es fehlt aber ausser an Untersuchungen über die Erblichkeit und über die Ursache auch noch an eingehenden Untersuchungen über die Wirkungsweise dieses Principes und wir beabsichtigen, im Folgenden nach diesen drei Richtungen etwas zur Vervollständigung der Kenntnisse beizutragen.

Dabei wird uns die Untersuchung nach der letzteren Richtung, nach der Wirkungsweise, auf diejenigen zweckmässigen Einrichtungen führen, welche nicht aus den vorgenannten mechanischen Principien der Auslese nach *Darwin* und *Wallace*

direct ableitbar sind, sowie auch die Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches selber nicht allein aus diesen Principien sich folgert.

Darwin äussert sich über die Wirkungen des Gebrauches und Nichtgebrauches, die wir, unter einen etwas allgemeineren, im Folgenden zu erörternden Begriff subsummirend, kurz **functionelle Anpassung** nennen wollen, folgendermassen[1]:

»Veränderte Gewohnheiten bringen eine erbliche Wirkung hervor, wie die Versetzung von Pflanzen aus einem Klima in's andere deren Blüthezeit ändert. Bei Thieren hat der vermehrte Gebrauch oder Nichtgebrauch der Theile einen noch bemerkbareren Einfluss gehabt; so habe ich bei der Hausente gefunden, dass die Flügelknochen leichter und die Beinknochen schwerer im Verhältniss zum ganzen Skelete sind als bei der wilden Ente: und diese Veränderung kann man getrost dem Umstande zuschreiben, dass die zahme Ente weniger fliegt und mehr geht, als es diese Entenart im wilden Zustande thut. Die erbliche stärkere Entwickelung der Euter bei Kühen und Geisen in solchen Gegenden, wo sie regelmässig gemolken werden, im Verhältniss zu demselben Organ in anderen Ländern, wo dies nicht der Fall, ist ein anderer Beleg für die Wirkung des Gebrauches.«

Ferner, pag. 53: »Etwas (und vielleicht viel) von der Variabilität mag dem Gebrauche oder Nichtgebrauche der Organe zugeschrieben werden.« Die eingeklammerten, den Einfluss verstärkenden Worte befanden sich nicht in der I. Auflage des Buches.

Pagina 150 fügt er hinzu: »Die im ersten Capitel angeführten Thatsachen lassen wenig Zweifel, dass bei unseren

[1] Entstehung der Arten, übersetzt von V. Carus. 5. Aufl. 1872. p. 22.

Hausthieren Gebrauch gewisse Theile verstärkt und vergrössert und Nichtgebrauch sie verkleinert hat, und dass solche Abweichnngen erblich sind. In der freien Natur hat man keinen Maassstab zur Vergleichung der Wirkung lang fortgesetzten Gebrauches oder Nichtgebrauches, weil wir die elterlichen Formen nicht kennen; doch tragen manche Thiere Bildnngen an sich, die sich am besten als Folge des Nichtgebrauches erklären lassen.« So führt er die amerikanische Dickkopfente, welche nnr schwach über der Oberfläche sich flatternd erhalten kann, die Unfähigkeit des Strauss, zu fliegen, die verkümmerten Vordertarsen vieler männlicher Kothkäfer[1] an.

Ferner sagt er[2]: »Die Augen der Maulwürfe und einiger wühlender Nager sind an Grösse verkümmert und in manchen Fällen ganz von Hnut und Pelz bedeckt. Dieser Zustand der Augen rührt wahrscheinlich von fortwährendem Nichtgebrauch her, dessen Wirkung aber vielleicht durch natürliche Zuchtwahl unterstützt wird.« »Es ist wohl bekannt, dass mehrere Thiere ans den verschiedensten Klassen, welche die Höhlen in Kärnthen nnd Kentucky bewohnen, blind sind. Bei einigen Krabben ist der Augenstiel noch vorhanden, obwohl das Auge verloren ist. Da man sich schwer vorstellen kann, wie Augen, wenn auch nnnütz, den im Dunkeln lebenden Thieren schädlich werden sollten, so schreibe ich ihren Verlust auf Rechnung des Nichtgebrauches.«

Die eben zugestandene Bedeutung dieses Princips schwächt er aber gleich wieder ab, indem er nach Anführung des Beispieles, dass ein Cirripede, wenn er an einem andern als Schmarotzer lebt, mehr oder weniger seine eigene Kalkschale verliert, bemerkt[3]: »Darnach glaube ich, wird es der natürlichen Zuchtwahl in die Länge immer gelingen, jeden Theil der Organisa-

[1] l. c. pag. 151. [2] l. c. pag. 153. [3] l. c. pag. 164.

tion zu reduciren und zu ersparen, sobald er durch eine veränderte Lebensweise überflüssig geworden ist. Und ebenso dürfte sie umgekehrt vollkommen im Stande sein, ein Organ stärker auszubilden, ohne die Verminderung eines anderen benachbarten Theiles als nothwendige Compensation zu verlangen.«

Hieraus, aber auch als Folgerung aus seinem ganzen Werke über die Entstehung der Arten, ergiebt sich, dass Darwin trotz der Anerkennung des Principes im Grunde doch der directen umgestaltenden Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch nur einen geringen Antheil zuschreibt, und das meiste an der Verkleinerung unnöthiger und an der Vergrösserung nützlicher Organe von der Wirkung der Zuchtwahl aus freien Variationen ableitet. Das unglückliche Beispiel der Verkleinerung der Kalkschale, welche allerdings nicht durch nachträgliche Atrophie hat entstehen können, scheint ihm hierin nachtheilig geworden zu sein.

Haeckel erkennt der Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches eine viel grössere Bedeutung zu. Er weist[1], ohne indessen irgendwie auf eine Erklärung der direct das Zweckmässige gestaltenden Wirkung einzugehen, einmal nach, dass diese Aenderungen der Gewohnheit letzthin auch nur durch Aenderungen äusserer Umstände bedingt werden, und führt dann im Einzelnen aus, wie gross die dadurch hervorgerufenen Aenderungen sind. Er lässt so[2] die Muskeln eines Turners sich um das Doppelte verdicken und dabei die Leistungsfähigkeit um das Vielfache sich vergrössern. Er sagt: »Der Uebungsact selbst, die oft wiederholte Bewegung des Muskels, veranlasst eine Veränderung in der Ernährung des Muskels, welche einen vermehrten Zufluss von Nahrungsstoff herbeiführt. Dadurch wächst der Muskel, er nimmt zu an der Zahl der Primitivfasern,

[1] Generelle Morphologie. 1866. Bd. II. p. 211.

[2] l. c. II. pag. 231.

vielleicht auch an denjenigen chemischen Bestandtheilen der Muskelsubstanz, welche vorzugsweise bei der Contraction thätig sind, er verbessert sich also wahrscheinlich nicht blos quantitativ, sondern auch qualitativ, indem die im ungeübten Muskel abgelagerten Fette durch die Uebung verschwinden und durch edlere Eiweissbestandtheile ersetzt werden.«

Ferner führt er an[1]: »Wie mächtig dieses Gesetz der Angewöhnung wirkt, ist so allbekannt, dass wir keine weiteren Beispiele anzuführen und blos an das bekannte Sprichwort zu erinnern brauchen: *Consuetudo altera natura.* Wir wollen noch ausdrücklich hervorheben, dass der Nichtgebrauch der Organe, welcher rückbildend auf dieselben wirkt, nicht minder wichtig ist, als der Gebrauch der Organe, welche für die Dysteleologie so bedeutsam sind.«

Hauptsächlich beruht aber seine grössere Schätzung der Wichtigkeit der functionellen Anpassung auf der hochgradigen Erblichkeit, die er ihren Bildungen zuschreibt. Er behauptet[2] in seinem »Gesetz von der angepassten oder erworbenen Vererbung« ganz allgemein: »Alle Charaktere, welche der Organismus während seiner individuellen Existenz durch Anpassung erwirbt, und welche seine Vorfahren nicht besassen, kann derselbe unter günstigen Umständen auf seine Nachkommen vererben.« Pagina 187 fügt er hinzu: »Viel wichtiger als die monströsen, auffallend vortretenden Abänderungen, welche durch die angepasste Vererbung übertragen werden, sind die unscheinbaren und geringfügigen Abänderungen, welche erst im Laufe von Generationen durch Häufung und Befestigung ihre hohe Bedeutung für die Umbildung der organischen Formen erhalten.« Er spricht ferner aus, dass diese Vererbung um so sicherer und vollständiger für alle folgenden Generationen eintritt, je

[1] l. c. II. pag. 215.
[2] l. c. II. pag. 186.

anhaltender die causalen Anpassungsbedingungen einwirken und je länger sie noch auf die nächstfolgenden Generationen einwirken.

Er ist somit von vorn herein nicht unwesentlich von Darwin abgewichen, welcher diese Charaktere trotz der ausgelesenen anerkennenden Beispiele in seinem ersten Werke über die Entstehung der Arten für nicht genügend erblich hielt, um ihnen gegenüber der Wirkung der Zuchtwahl einen bedeutenden Einfluss zuzuerkennen. Dass Darwin diese Auffassung in diesem gelesensten seiner Werke auch in den jüngsten Auflagen nicht geändert hat, ist wohl der Grund, dass die thatsächliche Aenderung seiner Ansicht, wie er sie in dem Werke »Ueber das Variiren der Thiere und Pflanzen etc.«[1] ausführlich darlegt, nicht genügend gewürdigt worden ist, und dass in Folge dessen manche seiner vermeintlich strenggläubigsten Anhänger, z. B. G. Seidlitz[2], anders Denkenden, welche gleich Haeckel, O. Schmidt und also Darwin selber der functionellen Anpassung grössere Bedeutung und Erblichkeit zuschreiben, den Vorwurf der Apostasie von der vermeintlich wahren Lehre machen.

Darwin hat sich indessen, wie wir gleich sehen werden, in dem erwähnten neuen Werke fast vollkommen den Ansichten, welche Haeckel in seiner »generellen Morphologie« ausgesprochen hatte, angeschlossen. Er sagt[3] in seiner Zusammenfassung der als erblich verwendeten Variabilitäten: »Vermehrter Gebrauch vergrössert einen Muskel und zwar in Verbindung mit den Blutgefässen, Nerven, Bändern, Knochenleisten, an welchen er befestigt ist, ganzen Knochen und anderen da-

1) Deutsch von V. Carus. 1873. Bd. II. p. 338—346 u. p. 400—401.
2) Die Darwin'sche Theorie. 2. Aufl. p. 25, und Kosmos. Zeitschrift f. einheitliche Weltanschauung. I. p. 547 u. 549.
3) Das Variiren der Thiere etc. II. p. 400.

mit verbundenen Knochen. Dasselbe gilt für verschiedene Drüsen. Vermehrte functionelle Thätigkeit stärkt die Sinnesorgane, vermehrter und intermittirender Gebrauch verdickt die Epidermis und eine Aenderung in der Natur der Nahrung modificirt zuweilen die Haut des Magens und vermehrt oder vermindert die Länge der Därme. Andererseits schwächt und verringert fortgesetzter Nichtgebrauch alle Theile der Organisation. Thiere, welche während vieler Generationen nur wenig Bewegung gehabt haben, haben in der Grösse reducirte Lungen, und in Folge hiervon wird der knöcherne Brustkorb und die ganze Form des Körpers modificirt. Bei unsern seit Alters her domesticirten Vögeln sind die Flügel wenig gebraucht und daher bedeutend reducirt worden. Mit ihrer Abnahme ist der Brustbeinkamm, sind die Schulterblätter, Coracoide und Schlüsselbeine sämmtlich reducirt worden.« Er schränkt indessen für den Nichtgebrauch die Wirkung sehr ein, indem er sagt[1]: »Bei domesticirten Thieren ist die Reduction in Folge Nichtgebrauches niemals so weit geführt worden, dass nur ein blosses Rudiment übrig bleibt, aber wir haben guten Grund zur Annahme, dass dies im Naturzustande oft eingetreten ist. Die Ursache dieser Verschiedenheit liegt wahrscheinlich darin, dass bei domesticirten Thieren nicht blos keine hinreichende Zeit für eine so tiefe Veränderung geboten ist, sondern dass auch, weil sie keinem heftigen Kampf um's Dasein ausgesetzt wurden, das Princip der Oekonomie der Organisation nicht in Thätigkeit trat.«

Weiterhin bemerkt er noch[2]: »Körperliche und geistige Eigenthümlichkeiten werden unter der Domestication verändert und die Veränderungen werden oft vererbt.« »Solche veränderte Gewohnheiten können an jedem organischen Wesen, besonders wenn es ein freies Leben führt, oft zum vermehrten

[1] l. c. II. pag. 404.
[2] l. c. II. pag. 104.

oder verminderten Gebrauch verschiedener Organe und in Folge dessen zu ihrer Modification führen. In Folge lang fortgesetzter Gewohnheit und noch besonders in Folge der gelegentlichen Geburt von Individuen mit einer unbedeutend verschiedenen Constitution werden Hausthiere und cultivirte Pflanzen in einer gewissen Ausdehnung acclimatisirt.«

Darwin räumt also in diesem Werke der Wirkung der functionellen Anpassung einen viel erheblicheren Einfluss auf die Umbildung der Organismen neben der natürlichen Zuchtwahl ein, als in der »Entstehung der Arten« und, da diese Veränderungen durch functionelle Anpassung direct zweckmässig sind, so anerkennt er damit ein Princip, welches auf viel kürzerem Wege als die Zuchtwahl ganz direct das Zweckmässige hervorbringt, somit also letzterer die stärkste Concurrenz macht und den Anschein erweckt, den glücklich für beseitigt gehaltenen Dualismus wieder einführen zu wollen.

Schon A. W. Volkmann sagt[1]: »Die Zuchtwahl reicht auch nicht aus, die wechselseitige Abhängigkeit der Organe zu erklären.« Er erinnert dafür an den Ausspruch Cuvier's, dass man nur das Kiefergelenk eines Sängers zu untersuchen brauche, um zu ermitteln, ob man die Knochen eines Fleischfressers, eines Wiederkäuers oder eines Nagers vor sich habe.

Der Umfang der Wirkung des öfteren Gebrauches in Bezug auf das Vorkommen an den einzelnen Organen ist durch die Beispiele Darwin's vollkommen erschöpft; denn er zeigt die Wirkungen an allen Organen, sogar für diejenigen Organe, für welche er eine directe Umgestaltung oder Functionsstärkung nicht nachgewiesen hat, für die Sinnesorgane, nimmt er sie an. Wir vermögen aber in diesen Fällen nicht zu unterscheiden, ob die Sinnesorgane selber schärfer geworden sind, oder ob

[1] Sitzungsber. der naturforsch. Gesellschaft zu Halle. Juli 1874.

blos unsere Fähigkeit, die von ihnen zugeleiteten Reize genauer wahrzunehmen, sich verbessert hat, ob also die Uebung die Endorgane selber afficirt, oder blos eine centrale, im Gehirn sich vollziehende ist. Die einzige bezügliche anatomische Beobachtung rührt von Gudden her. Er fand[1], dass bei Neu gehorenen die bulbi olfactorii (die Riechzwiebeln) sich über das gewöhnliche Maass vergrösserten, wenn den betreffenden Thieren beide Augen exstirpirt und die Ohren verschlossen wurden. Diese Thatsache deutet aber für sich blos auf eine Veränderung der Centralorgane; wodurch natürlich die Möglichkeit einer Veränderung der Endorgane nicht ausgeschlossen ist.

Für die Anpassung innerhalb der nervösen Centralorgane an bestimmte Gebrauchsweise will ich hier ein treffendes Beispiel von Helmholtz anführen. Er sagt[2]: »Nimmt man Prismen von 16—18° brechendem Winkel so vor beide Augen, dass beide Prismen die äusseren Gegenstände z. B. nach rechts verschieben, und betrachtet irgend ein Object genau auf seine Lage, schliesst dann die Augen und greift nach demselben, so greift man natürlich rechts an ihm vorbei. Manipulirt man aber auch nur wenige Minuten mit diesen Brillen, so wird man bei Wiederholung ganz sicher nach dem Objecte greifen. Es hat sich also in dieser kurzen Zeit die ganze Innervationscombination der Extremitäten geändert und den neuen Erfahrungen angepasst. Nimmt man jetzt die Brillen fort, so greift man links an den Objecten vorbei, weil die neue Innervationsart auf die alten Verhältnisse nicht mehr passt.«

Exner bemerkt dazu sehr treffend[3]: »Es ist auch nothwendig, dass unsere Innervationscombinationen in hohem Grade

[1] Archiv für Psychiatrie. Bd. II. p. 693.

[2] Helmholtz, Physiologische Optik. p. 601.

[3] Exner, Physiologie der Grosshirnrinde, in Hermann, Handbuch der Physiologie. Bd. II. Abth. 2. p. 249.

modificirbar sind, denn im entgegengesetzten Falle würden wir schon bei Ermüdung des Muskelapparates und noch mehr bei ungleichmässiger Ermüdung der einzelnen Muskeln desselben die Fähigkeit, correcte Bewegungscombinationen auszuführen, verlieren.«

So ist die Fähigkeit der functionellen Anpassung eine Vorbedingung der Erwerbung jeglicher körperlichen Geschicklichkeit; und die Uebung ist weiter nichts, als die Ausbildung solcher Anpassungen im Organismus, ja die Fixation aller Sinneseindrücke in der Hirnrinde muss als directe functionelle Anpassung an die Aussenwelt aufgefasst werden.

Weiterhin ist hier aufzuführen das eigenthümliche Verhalten, dass nach Philipeaux, Vulpian, Cyon, Schiff[1] und einigen Schülern Hermann's[2] nach Durchschneidung des Zungenbewegungsnerven (Nervus hypoglossus) ein Geschmacksnerv der Zunge, die Chorda des Nervus facialis, motorische Wirkung auf die Zunge bekommt, so dass jetzt bei Reizung der Chorda die Zunge sich hebt, ein Effect, welcher nach Wiederherstellung des Hypoglossus wieder schwindet. Das zeitweilige Vicariiren von Nerven ist gewiss ein auffälliger Grad functioneller Anpassung.

Die Thatsächlichkeit der directen Anpassung der Knochen an neue Verhältnisse stösst nach meiner Erfahrung auf besonderen Widerstand bei denjenigen, welche sie selber noch nicht beobachtet haben. Es erscheint daher nicht überflüssig, einen besonders demonstrativen Fall meiner eigenen Beobachtungen zu erwähnen. Er betrifft einen nicht geheilten Bruch des Schienbeines. Die beiden Enden des in der Mitte gebrochenen Knochens waren abgerundet und verdünnt, dagegen das Wadenbein in ganzer Ausdehnung auf das 6—8fache des normalen Querschnittes,

1) Arch. d. sc. physiolog. et nat. 64. p. 59. 1878.
2) Hermann, Handb. d. Physiol. Bd. I. Abth. 1. p. 131.

mit **Erhaltung** annähernd der normalen Formen und besonders ganz normaler, entzündliche Knochenbildung ausschliessender glatter Oberfläche, verdickt. Die Köpfe des Knochens waren weniger verdickt, aber so geformt, dass sie vermittelst ausgebildeter, sehr starker Bindegewebszüge zwischen ihnen und jedem zugehörigen Ende des Schienbeines den neuen Functionen der Uebertragung des Druckes vom oberen Ende des Schienbeins auf das untere zu genügen vermochten. Derartige Beispiele der Activitätshypertrophie der Knochen und des Bindegewebes werden sich wohl in jeder pathologischen Sammlung vorfinden.

Pflüger erwähnt ganz allgemein[1]: »Es ist aber eine Thatsache, dass bei grösserem Verlust in Folge verstärkter Arbeit solche Bedingungen entstehen, denen zufolge immer etwas mehr wiedergewonnen wird, als verloren ging, denn der anhaltende stärkere Gebrauch des Organes lässt dasselbe an Masse und Kraft zunehmen.

Mit der Ausdehnung der umgestaltenden Wirkung der functionellen Anpassung auf alle Organe ist implicite auch ausgesprochen, dass alle Gewebe des Körpers, also Ganglienzellen, Nerven, Sinneszellen, Muskel-, Drüsen-, Epithel-, Binde-, Knorpel- und Knochen-Gewebe davon betroffen werden.

Um so weniger ist die Art der Wirkung berücksichtigt worden. Darwin und alle anderen Autoren erwähnen blos, dass vermehrter Gebrauch die Organe vergrössert, verminderter sie verkleinert.

Es scheint mir indessen lohnend, die Wirkungsweise an den einzelnen Organen zu untersuchen. Es ergiebt sich schon bei blosser Prüfung des gegenwärtig Bekannten ohne besondere daraufhin angestellte Beobachtungen mit grosser Wahrscheinlichkeit das folgende morphologische Gesetz der functionellen Anpassung:

[1] Pflüger's Archiv. Bd. 15. p. 84.

»**Bei verstärkter Thätigkeit vergrössert sich jedes Organ blos in derjenigen, resp. denjenigen Dimensionen, welche die Verstärkung der Thätigkeit leisten.**«

Dieses Gesetz der dimensionalen Hypertrophie, wie wir es kurz bezeichnen wollen, bekundet sich am deutlichsten in dem Verhalten der Muskeln bei Vergrösserung durch verstärkte Inanspruchnahme ihrer Function. Während der Muskel, an Dicke zunehmend, sich nach und nach eventuell bis zum Doppelten seines ursprünglichen Querschnittes vergrössert, bleibt seine Länge unverändert; wenigstens nimmt sie, wenn überhaupt, nur in so geringem Maasse zu, dass es noch Niemandem aufgefallen ist, und es bestehen Gründe, im Gegentheil eher eine Verkürzung zu erwarten.

Die Vergrösserung hat sich also auf die zwei Dimensionen des Querschnittes beschränkt.

Die mikroskopische Untersuchung eines solchen Muskels zeigt, dass die einzelnen Muskelfasern zwar etwas dicker sind, als an anderen weniger beschäftigten Muskeln desselben Individuums: aber durchaus nicht in dem Maasse, dass die Verdickung des ganzen Organes allein darauf bezogen werden kann: vielmehr findet noch eine Vermehrung der Zahl der Fasern statt. (S. Zielonko, Virchow's Archiv. Bd. 61.) Die erstere Erscheinung, die Vergrösserung der specifischen Elementartheile, der Zellen, wollen wir in Folgendem nach Virchow analytisch als Hypertrophie von der letzteren, von der Vermehrung der Zahl der specifischen Elementartheile oder der Hyperplasie unterscheiden, wenn auch beide meist nur zugleich vorkommen.

Es hat sich im vorliegenden Falle also die Hypertrophie der einzelnen Muskelfasern auf die beiden Dimensionen des Querschnittes beschränkt, ohne Vergrösserung der dritten Dimension, der Länge. Das Ausbleiben der letzteren ergiebt sich

bei den kurzen Muskeln, deren ganze Länge durch nur e i n e Faser gebildet wird, schon aus der äusseren Betrachtung. Bei den langen Muskeln, deren Länge durch Aneinanderreihungen von mehreren Muskelfasern sich zusammensetzt, gleichfalls aus dem Ausbleiben einer Verlängerung des ganzen Organes, denn diese müsste nothwendig ebenfalls eintreten, wenn die Elementartheile länger würden. Es sei denn, dass sie entweder ihre relative Lage zu den anderen änderten, indem sie sich mehr in der Richtung der Länge zusammenschieben, oder dass, entsprechend der Verlängerung der Fasern an einigen Stellen, an den anderen Theilen des Muskels Verkleinerung derselben stattfände, beides schon an sich gleich unwahrscheinliche Vorgänge, ganz abgesehen von der damit entstandenen Abweichung von dem Verhalten bei den kürzeren Muskeln. Dass aber die Muskeln die Verstärkung der Thätigkeit mit dem Querschnitt zu leisten haben, bedarf wohl keiner Erläuterung.

Warum ordnen sich die neugebildeten Protoplasmatheilchen der Faser blos in die Dimensionen des Querschnittes mit Ausschluss der Länge? Warum thun dasselbe die neugebildeten Muskelfasern?

Abweichungen von diesem typischen Verhalten kommen am H e r z e n und den anderen H ö h l e n m u s k e l n in Blase, Magen, Darm, Gebärmutter etc. nicht selten vor, indem mit der Verdickung auch entsprechende oder nicht entsprechende Verlängerung der Fasern, somit Vergrösserung des umschlossenen Hohlraumes verbunden ist. Gerade das principiell andere Verhalten an diesen Localitäten giebt uns einen bedeutsamen Fingerzeig nach der Ursache der obigen Erscheinung an der Skeletmuskulatur.

Ferner ist zum Belege des oben ausgesprochenen Gesetzes anzuführen das Verhalten der S e h n e n und G e l e n k b ä n d e r. Diese werden bekanntlich bei stärkerer Function gleichfalls

nicht länger, sondern blos dicker. Ersteres würde, wenn es stattfände, sofort die Function vermindern, resp. aufheben. Also auch hier findet blos Anordnung der neuen Molekel und Fasern in der Richtung des Querschnittes statt.

Vielleicht ist auch die ungleiche Dicke der Nervenfasern, wie sie uns jeder Querschnitt eines Nervenstammes oder des Rückenmarkes zeigt, durch ungleich starke Function bedingt, während auch hier eine Verlängerung dabei nicht vorkommt; denn man findet in Nervenstämmen keine geschlängelten Fasern.

Bei der Hypertrophie der acinösen Drüsen, welche sich in Vermehrung der Zahl und in Vergrösserung der Drüsenbeeren äussert, muss die Hyperplasie blos in den beiden Dimensionen der Secretionsfläche erfolgen, da das Drüsenepithel bei dieser Vergrösserung einschichtig bleibt. Bei den Schlauchdrüsen erfolgt die Aneinanderlagerung der neugebildeten Zellen fast ausschliesslich blos in der Richtung der Länge, während die Verdickung des Schlauches blos durch die Hypertrophie der Zellen bedingt ist. Da indessen diese Organe in den letzten Stadien der Entwickelung auch schon blos nach diesen Dimensionen gewachsen sind, so kann man sagen, die Weiterbildung erfolgt hier einfach nach den vererbten Bildungsgesetzen, wenn man nicht eben die Entstehung dieser Gesetze mit dem vorliegenden Princip in Zusammenhang bringen will.

Die Epidermis vermehrt sich blos nach Substanzverlust nach den zwei Dimensionen der Fläche, und zwar nur so lange, bis ihre Zellen wieder allseitig an gleichartige Zellen stossen; und wenn dies, wie bei Fisteln, nicht geschehen kann, so wachsen sie nach Friedländer den ganzen Fistelkanal aus.

Durch jeden anderen Reiz aber werden sie nur zur Vermehrung nach der Einen Dimension der Dicke angeregt, unter gänzlichem Ausschluss der beiden anderen Dimensionen. Nicht

aber wirkt der Reiz auch zur stärkeren Vergrösserung nach der Fläche, sodass unter passiver Betheiligung der Lederhaut Faltenbildung entstünde wie im Darmtractus. In letzterem sind die Falten aber auch nicht durch Vermehrung des Flächenepithels, sondern durch Vermehrung der Drüsen bedingt, und wohl nur passiv nachfolgend findet die entsprechende Flächenvergrösserung des Oberflächenepithels und der Schleimhaut statt.

Auch für dieses Beispiel des Epithels lässt sich ein zu berücksichtigender Einwand machen, nämlich der, dass der Widerstand der dicken Lederhaut gegen Faltung durch stärkeres Wachsthum des aufliegenden Epithels ein wohl zu grosser ist. Die Berechtigung dieser Einwände kann nur durch eingehende Specialuntersuchungen für jedes Organ festgestellt werden.

Lockeres Bindegewebe wird bei Dehnung allmählich länger, hypertrophirt in der Einen Dimension der Länge. Dasselbe findet bekanntlich auch am straffen Bindegewebe bei langanhaltendem übermässigen Zuge statt, während, wie erwähnt, normaliter, d. h. bei blos spannendem, in angemessenen Intermissionen erfolgendem Zug dasselbe blos in dem Querschnitt sich verstärkt.

Die Zapfen der Netzhaut sind in der Fovea centralis des Auges, der Stelle des deutlichsten und am meisten gebrauchten Sehens, am höchsten in der Richtung des einfallenden Lichtes und dabei zugleich schmaler als an den seitlichen Partien des Auges. Es ist vielleicht anzunehmen, dass die stärkere Function dieser Theile durch die grössere Länge geleistet wird und dass die geringere Dicke nur eine Folge der stärkeren Tendenz zur Vermehrung der Zellen durch den stärkeren functionellen Reiz ist. Es würde nicht gegen diese Auffassung sprechen, wenn die bezügliche Verschiedenheit auch schon angeboren würde, da sie wohl vererbt werden könnte, auch wenn sie ursprünglich durch Gebrauch entstanden wäre.

Die Milz und die Lymphdrüsen leisten ihre Function der Bildung von Blutzellen mit allen drei Dimensionen gleichmässig und vergrössern sich dem entsprechend auch bei verstärkter Function nach diesen drei Dimensionen gleichmässig, soweit es bei der Milz der Raum der Umgebung gestattet. Dass in diesen Organen keine Vermehrung der Zellen blos nach bestimmten Richtungen stattfindet, ergiebt sich mit Sicherheit daraus, dass nie in diesen Organen die Zellen in Reihen geordnet sind, wie es sich doch dabei ausbilden müsste, sondern dass die Zellen in hyperplastischen Organen ebenso angeordnet liegen, als in nicht vergrösserten.

Ich will hier nicht weitere Beispiele anführen, insbesondere nicht das interessanteste, ungleiche Verhalten der Blutgefässwandung in den verschiedenen Dimensionen erwähnen, da ich beabsichtige, die zur Sicherstellung des obigen Gesetzes nöthige, auf neue, daraufhin angestellte Beobachtungen sich stützende Specialarbeit selber zu machen. Alsdann werde ich auch auf die charakteristischen Unterschiede der Activitätshypertrophie von der bei einigen Organen vorkommenden Hypertrophie infolge vermehrter Blutzufuhr, hinweisen.

Am evidentesten tritt das Typische des Gesetzes natürlich an denjenigen Organen hervor, wo die verschiedenen Dimensionen verschiedene Function haben und daher mit verschiedenen Umständen sich ändern, so bei den Muskeln, Sehnen, Bändern und Gefässen.

Gegenwärtig sehen wir jedenfalls so viel, dass durch die Verstärkung der Function nicht alle Dimensionen der Organe gleichmässig vergrössert werden, auch wo, wie bei Muskeln und Bändern, der Raum es verstattete, sondern blos diejenigen Dimensionen, welche die Grösse der Function besorgen. Dabei ist das Verhältniss derartig, dass an denjenigen Organen, deren specifische Function durch Eine Dimension besorgt wird, wie

bei den Muskeln, Sehnen, Drüsen und Nerven, die Grösse der Function von den beiden anderen Dimensionen vollzogen wird, und dass umgekehrt in den anderen Organen, welche, wie Epidermis, Gefässwandung, Fascien und vielleicht auch die Zapfen der Netzhaut, die specifische Function mit zwei Dimensionen verrichten, die Grösse der Function durch die dritte bestimmt wird.

Ueber die Ursache des obigen Gesetzes enthalten wir uns an dieser Stelle jeglicher Erörterung. Ich habe demselben deshalb auch blos die Fassung des Thatsächlichen gegeben, obgleich ein Hinweis darauf, dass die Function selber die Ursache der Vergrösserung der die Grösse der Function besorgenden Dimensionen sei, nahe gelegen hätte.

Die functionelle Hypertrophie bringt also nicht immer Aehnlichkeitswachsthum, d. h. Vergrösserung nach allen Durchmessern proportional ihrer Grösse hervor, sondern sie bildet durch die eventuelle Beschränkung der Vergrösserung auf eine oder zwei Dimensionen morphologisch neue Charaktere. Dieselben entstehen durch functionelle Hypertrophie, ausserdem auch noch in Folge der ungleichmässigen Vergrösserung der verschiedenen Organe bei gleicher Verstärkung der Function, am meisten aber durch die ungleiche Vertheilung der Hyperfunction auf die verschiedenen Organe des Körpers.

Ist dadurch schon principiell die Möglichkeit zu jeder denkbaren Formenwandlung gegeben, so wird diese Möglichkeit noch erleichtert und quantitativ unterstützt durch das entgegengesetzt wirkende Princip, durch die Verkleinerung in Folge der Verringerung der Function, durch I n a c t i v i t ä t s a t r o p h i e. In Verbindung mit diesem Princip können nun auch alle möglichen Grössen wieder rückwärts bis zum gänzlichen Schwunde hervorgebracht werden.

Auch die Inactivitätsatrophie zeigt Beschränkung ihrer Wir-

kung auf die die Grösse der Function vollziehenden Dimensionen der Organe, so dass für sie ein Gesetz der dimensionalen Atrophie aufgestellt werden muss. Auch hierbei ergeben sich in einigen Organen wieder Unterschiede von der einfachen Atrophie in Folge Verringerung der Blutzufuhr, und ich behalte mir auch hierüber specielle Untersuchung und Nachweise vor.

Damit nun aber durch diese beiden Principien Umgestaltungen entstehen, sind dauernd zwingende Ursachen anderen Gebrauches nöthig, wie sie für Thiere nur durch embryonale Variationen einiger Theile, welche dann alterirend auch auf die Functionen der anderen wirken oder durch Aenderung der äusseren Verhältnisse gegeben werden, beim Menschen aber auch als dauernd in derselben Richtung wirkender Wille, z. B. in Folge der Wahl des Berufes, vorkommen.

Diese dauernd zwingende Ursache zu anderem Gebrauche ist eine unerlässliche Vorbedingung der umgestaltenden Wirkungen der functionellen Anpassung, und sie muss wohl viele Generationen hindurch gleichmässig anhalten, wenn die Veränderungen auch erblich werden sollen.

Ausser dieser quantitativen, die Gestalt beeinflussenden Wirkung der functionellen Anpassung ist noch hinzudeuten auf eine fast unbeachtet gebliebene qualitativ ändernde Wirkung vermehrten und verminderten Gebrauches, auf die Erhöhung resp. Erniedrigung der specifischen Leistungsfähigkeit der Organe.

Zuerst wurde derartiges nachgewiesen von Henke und Knorz[1]), welche fanden, dass dasselbe Volumen Muskelsubstanz des rechten Armes 20% mehr leisten könne, als vom linken.

[1]) Knorz, Ein Beitrag zur Best. der absoluten Muskelkraft. Diss. Marburg 1865. Henke, Zeitschr. f. rat. Med. (3 XXIV u. XXXIII.

Gleichzeitig wurde dasselbe, aber ohne Angabe directer Bestimmungen, von Haeckel in der oben citirten Stelle ausgesprochen.

Ferner weisen die Untersuchungen von Tiegel[1]) eine Erhöhung der specifischen Leistungsfähigkeit innerhalb einer einzigen kurzen physiologischen Reizperiode des Muskels nach, indem sie ergaben, dass bei gleichen Reizen eine Zeit lang die Hubhöhen, also die Verkürzungen, grösser werden, ehe sie durch Erschöpfung sich verkleinern.

Für die nervösen Centralorgane scheint die alltägliche Erfahrung das Gleiche zu bestätigen; es weiss Jeder, wie durch jahrelange Uebung mühselig erlernte Bewegungen, etwa beim Spielen musikalischer Instrumente etc., später leicht ausführbar werden, sodass sie schliesslich fast ohne bewusste Innervation als feste Mechanismen von selber sich abspielen, wenn nur der Anfang dazu befohlen worden ist. Man wird hier nicht wohl annehmen können, dass die die Ganglienzellen des Rückenmarkes verbindenden Fasern so viel hundertmal dicker geworden wären, um allein durch Vergrösserung des Querschnittes die Widerstandsabnahme in den Bahnen hervorzubringen, sondern es ist wahrscheinlicher, dass die Verbindungsbahnen neben gleichzeitiger Vergrösserung ihres Querschnittes auch qualitativ besser leitend geworden sind, und dass die Ganglienzellen relativ mehr Impuls auf eine Anregung produciren.

In gleicher Weise werden auch die Organe unserer Seelenthätigkeit leistungsfähiger durch öfteren und intensiveren Gebrauch, durch Uebung, wie wir sagen. Alles, was wir körperlich und geistig lernen, ist Product der functionellen Anpassung; ohne dieselbe würden wir in keiner Beziehung etwas lernen können. Und Jeder weiss, wie viel rascher und leichter all-

[1]) Tiegel in: Hermann, Handb. d. Physiologie. Bd. 1. p. 135.

mählich selbst das Lernen, nicht blos die Ausführung des Erlernten wird, was auf eine Erhöhung der specifischen Leistungsfähigkeit des ganzen Systemes in Folge vielseitigen Gebrauches hinweist.

Wir sind daher wohl berechtigt, dem obigen morphologischen Gesetz der dimensionalen Hypertrophie für die genannten Organe das **physiologische Gesetz der functionellen Anpassung** hinzuzufügen:

**Durch verstärkte Thätigkeit wird die specifische Leistungsfähigkeit der Organe erhöht.**

Selbstverständlich gilt dies Gesetz, wie alle organischen Leistungsgesetze, blos innerhalb gewisser Grade, und es soll damit nicht gesagt werden, dass nicht Ueberanstrengung die Leistungsfähigkeit schwächte.

Ob dieses Gesetz auch für die Sinnesorgane Geltung hat, oder ob die Uebung in der Auffassung und Differenzirung der Sinneseindrücke blos eine cerebrale ist, da ja diese Organe zumeist in gleicher Weise von aussen durch die Eindrücke getroffen werden und bei mangelnder Aufmerksamkeit auf die Eindrücke die Auffassungsfähigkeit nicht erhöht wird, haben wir schon oben als zur Zeit nicht entschieden hingestellt.

Und ebenso sind wir über die eventuelle Erhöhung der specifischen Leistungsfähigkeit der Drüsen, sowie auch der passiv fungirenden Organe: der Knochen und Bänder etc., ohne Kenntnisse. Aber doch ist für Sinnesorgane eine qualitative, mit Erhöhung der Leistungsfähigkeit verbundene Aenderung durch den Act der Function bekannt, welche vielleicht nicht blos als passives Ertragenlernen, als Gewöhnung, sondern activ als Uebung aufzufassen ist. So der Umstand, dass wir anfangs überwältigend starke Sinneseindrücke allmählich nicht blos ertragen, sondern auch unterscheiden lernen, wenn sie unter einander selber wieder an Intensität verschieden sind. Aber es

lässt sich auch hier wieder nicht auseinander halten, wie viel von der Uebung central im Gehirn sich ausbildet.

Für qualitative functionelle Anpassung spricht bei den Drüsen ihr oft beobachtetes Verhalten im Nichtgebrauch, die Herabsetzung der Leistungsfähigkeit bei verminderter Thätigkeit. So hat z. B. neuerdings Luchsinger[1]) gefunden, dass nach Durchschneidung der Nerven, deren Reizung Schweissabsonderung an der Hinterpfote hervorruft, in wenigen Tagen die Erregung der Drüsenzellen zur Secretion selbst durch Pilocarpin nicht mehr möglich ist, und er vermuthet wohl mit Recht, dass dies die Folge gesunkener, resp. verlorener Erregbarkeit der Drüsenzellen ist.

Für Nerven und Muskeln ist eine Herabsetzung der Erregbarkeit durch längere Unthätigkeit jedem Arzte bekannt, und die pathologische Anatomie weist in hochgradigen Fällen durch Umstände erzwungener Unthätigkeit neben dem Schwund auch noch die qualitativen Aenderungen im Vorhandensein von Fettkörnchen im Protoplasma nach.

Ausserdem dürfen wir dem Leser den merkwürdigen Fund von C. K. Hoffmann[2]) und von Exner[3]) nicht vorenthalten, welche im Gegensatz zu Schiff und zu Colasanti nach Durchschneidung des Riechnerven des Frosches fettige Degeneration und entweder nachfolgende Atrophie oder Verlust der specifischen Eigenschaften des Riechepithels eintreten sahen.

Ueber den Grad der qualitativen Aenderungen durch vermehrten Gebrauch, insbesondere darüber, ob die Erhöhung der specifischen Leistungsfähigkeit eine stetig fortschreitende ist oder, wie wahrscheinlich, nach kurzer Uebung eine maximale Höhe erreicht, womit ihre Bedeutung für die allmähliche Diffe-

---

1) Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 15.

2) Diss. inaugur. Amsterdam 1866.

3) Wiener Sitzungsbericht. Bd. 63. Abth. II. u. Bd. 65. Abth. III.

renzirung der Organe nur eine sehr geringe sein würde, vermögen wir keine entscheidenden Beobachtungen anzuführen. Einiges Theoretische für oder wider wird sich noch aus den folgenden Betrachtungen ergeben.

Mag auch die Wirkung der qualitativen functionellen Anpassung eine beschränkte sein, immerhin ergiebt sich, dass sowohl sie als auch die quantitative functionelle Anpassung von der grössten Bedeutung für die thierischen Organismen sind, da letztere ohne dieselben ewig auf der Stufe des Angeborenen, Vererbten stehen bleiben würden. Wir müssten dann in allen unseren Fähigkeiten und Leistungen wie neugeborene Kinder bleiben, und das so berechtigte Wort Schiller's im Wallenstein: »Es ist der Geist, der sich den Körper schafft« hätte keinen Sinn.

Nachdem wir so kurz analytisch die umbildenden Wirkungen vermehrten oder verminderten Gebrauches besprochen haben, müssen wir, bevor zur Erörterung der Vererblichkeit dieser Bildungen übergegangen werden kann, eine Gruppe von Gestaltungen anführen, welche sich in ihren Ursachen diesen Veränderungen auf das engste anschliessen und auch in Bezug auf ihre Erblichkeit viel Gemeinsames mit den erwähnten Erscheinungen haben.

Während die bisher besprochenen Erscheinungen der Wirkung der Häufigkeit und Intensität des Gebrauches von der Physiologie mit wenigen Ausnahmen unverdient vernachlässigt worden sind, wohl weil sie zumeist nicht in der Kürze des physiologischen Experimentes ablaufen und zu beobachten sind, sondern erst im Laufe von Jahren genügend hervortreten und zum Theil nur auf statistischem Wege festgestellt werden können, und obgleich sie, als alle quantitativen Verhältnisse im Körper bestimmend, physiologisch von der grössten Bedeutung sind, so sind die jetzt zu besprechenden Erscheinungen von den Ver-

tretern der Descendenzlehre bisher gänzlich unberücksichtigt geblieben, trotzdem sie gerade für diese Lehre von principiell entscheidender Wichtigkeit sind.

Es sind Erscheinungen, welche mit den vorhergehenden unter dem gemeinsamen Namen *functionelle Anpassung* zusammengefasst werden können. Das Besprochene stellte die Wirkung der Quantität der Function auf die äussere Gestalt und die Qualität der Organe dar. Die nun folgenden Erscheinungen zeigen uns die *Wirkung der Function für die innere Gestalt, für die Structur der Organe.*

Da wir auch das diesen Erscheinungen zu Grunde liegende Princip als ein direct das Zweckmässige durch den Act der Function hervorbringendes kennen lernen werden, so können wir sie beide auch als *Principien der functionellen Selbstgestaltung des Zweckmässigen* zusammenfassen, Ersteres als die äussere Gestaltung, Letzteres als die innere Gestaltung der Organe beeinflussend. Daraus ergiebt sich von selber, dass beide in inniger Wechselbeziehung stehen müssen.

Die ersten hierher gehörigen Beobachtungen verdanken wir *Hermann Meyer*[1], welcher erkannte, dass die schwammige (spongiöse) Substanz der Knochen eine ganz bestimmte Architectur besitzt, welche an jeder Stelle genau die Linien stärksten Druckes oder Zuges, welchem das Organ ausgesetzt ist, darstellt. Indem so die Knochenbälkchen überall blos in den Richtungen stärksten Druckes und Zuges verlaufen, wird mit dem geringsten Materialaufwand die grösstmögliche Festigkeit erreicht, genau in der Weise, wie dies die moderne constructive Technik zu verwirklichen sucht. Erweitert wurden unsere bezüglichen Kenntnisse dann von J. *Wolff*[2], H. *Wolfermann*[3])

1) Herm. Meyer, Archiv für Anatomie u. Physiologie. 1869.

2) J. Wolff, Berliner klin. Wochenschrift, 1868, und Virchow's Archiv f. patholog. Anatomie. Bd. 50, 1870, u. Bd. 61, 1874.

3) H. Wolfermann, Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1872.

K. Bardeleben[1], Merkel[2], Aeby[3] und P. Langerhans[4]) und so auf fast alle Knochen des menschlichen Körpers und einiger Säugethiere ausgedehnt.

J. Wolff entdeckte darauf zuerst und Kastor und Martiny sowie L. Rabe bestätigten, dass derartige Structurverhältnisse sich auch unter ganz neuen, abnormen Verhältnissen, den neuen statischen Verhältnissen entsprechend, z. B. bei schief geheilten Knochenbrüchen, ausbilden. Daraus geht hervor, dass diese Bildungen nicht feste, vererbte zu sein brauchen, sondern sich immer nach den jeweiligen Verhältnissen selbst erzeugen. Da die statische Knochenstructur erst nach den ersten Lebensjahren sicher erkennbar sich ausbildet, so lässt sich über ihre eventuelle erbliche Uebertragbarkeit ohne besondere daraufhin gerichtete Untersuchungen nichts aussagen.

Ferner ist hierher gehörig eine Mittheilung, welche Prof. K. Bardeleben vor zwei Jahren mir machte, und die ich mit seiner Erlaubniss hier anführe. Er sprach die Vermuthung und die Wahrscheinlichkeit aus, dass auch in den Fascien, den Häuten, welche die Muskeln einhüllen, die Fasern, wie in den Knochen die Bälkchen, die Richtungen stärksten Zuges einnähmen. Da der genannte Autor noch nicht dazu gekommen ist, die beabsichtigte eingehende Untersuchung anzustellen, so habe ich, ohne den speciellen Mittheilungen desselben irgendwie vorgreifen zu wollen, durch eigne Beobachtung mich wenigstens soweit von der Richtigkeit überzeugt, um dies hier bestätigen und verwerthen zu können. Ich muss noch hinzufügen, dass Prof. H. Meyer vor einem Jahre denselben Gedanken und die Absicht gegen mich äusserte, von diesem Gesichtspunkte aus

[1]) K. Bardeleben, Beiträge zur Kenntniss der Wirbelsäule. Jena 1874.
[2]) Virchow's Archiv. Bd. 59.
[3]) Aeby, Centralblatt f. d. med. Wiss. 1873.
[4]) Virchow's Archiv. Bd. 61.

Untersuchungen auf alle bindegewebigen Bildungen auszudehnen. Ohne den Publicationen auch dieses Autors vorgreifen zu wollen, spreche ich blos aus, dass ich diese Absicht für sehr berechtigt halte, denn warum sollte z. B. nicht auch schon die Richtung der Sehnenfasern oder der Fasern des Lig. interosseum antibrachii etc., welche immer der Richtung des Zuges entsprechen, in der gleichen Weise aufgefasst werden?

Eines der lehrreichsten Beispiele dieser Verhältnisse erscheint mir die bekannte Faserung des Trommelfelles darzubieten, indem dieses in seinen beiden Hauptfaser-Systemen, dem radiären und dem circulären, blos diejenigen Richtungen unsubstantiirt zeigt, welche bei den Schwingungen desselben die stärkste Dehnung auszuhalten haben; dabei ist noch ein drittes System deutlich ausgebildet, welches die Schwingungen des Trommelfelles auf den eingefügten langen Fortsatz des Hammers überträgt und auch wieder die hierzu günstigste Richtung der stärksten Spannung, d. h. senkrecht zum Fortsatz des Hammers darbietet.

Ausser bei diesen beiden passiv fungirenden Organsystemen erkennen wir vergleichbare und aus denselben Ursachen ableitbare Structurverhältnisse bei dem dritten mechanisch fungirenden, aber activ thätigen System der *Muskeln*. Bei den Skeletmuskeln erscheinen die Verhältnisse einfach, auf den ersten Blick beinahe selbstverständlich einfach: sie sind es aber doch nicht überall; und ich will mir besondere Mittheilungen darüber auf die Beendigung einer speciellen daraufhin gerichteten Untersuchung aufsparen.

Von den *glatten Muskelfasern* dagegen ist längst bekannt, dass sie in den cylindrischen Hohlorganen, wie Darm, Harnleiter, Blutgefässen etc., blos in zwei Richtungen geordnet vorkommen: in der Längs- und in der Querrichtung, den Richtungen leistungsfähigster Funktion; und wir haben daher ein

Recht, sie als hierher gehörig zu betrachten. Das Gleiche gilt von den blasenförmigen Organen: bei ihnen verlaufen die Fasern blos in aequatorialer und meridionaler Richtung, wiederum den Richtungen stärkster Leistungsfähigkeit.

Auch von den Organen mit quergestreiften Muskeln gehört eines hierher, das Herz, dessen Faserrichtung bei derartiger Betrachtung, nachdem einmal das Princip festgestellt ist, uns belehrende Rückschlüsse über die Art seiner Function und die Richtungen der grössten Leistungen bei der Action zu gestatten verspricht.

Alle diese Bildungen in Knochen-, Binde- und Muskelgewebe hätte die Auslese aus formalen Einzelvariationen nach Darwin nie in solcher Regelmässigkeit und Vollkommenheit hervorbringen können, da hier schon Tausende zufällig in dieser Weise zweckmässig geordneter Fasern resp. Bälkchen nöthig gewesen wären, um nur den geringsten im Haushalte bemerkbaren und durch die Auslese züchtbaren Vortheil durch Materialersparniss hervorzubringen und da bei Hungersnoth gerade diese Theile (abgesehen vom Herzen) in Folge ihres geringen Stoffwechsels am spätesten leiden würden, viel später als die anderen lebenswichtigeren Organe mit grösserem Stoffwechsel.

Alle diese Bildungen können deshalb nicht durch Auslese aus formalen Einzelvariationen, wie sie die Grundlage der Darwin'schen Lehre bilden, hervorgehen, sondern blos von Qualitäten der betreffenden Gewebe abgeleitet werden, welche das Zweckmässige bis ins Einzelnste hinein direct gestalten; von derartigen Qualitäten, wie wir sie in dieser Schrift vertreten und in den folgenden Kapiteln in der Nothwendigkeit ihrer Entstehung und der Thatsächlichkeit ihres Bestehens darzulegen beabsichtigen.

Die bezüglichen Bildungen der bindegewebigen Organe und der aus den glatten Muskelfasern gebildeten Häute werden schon

angeboren, und könnten daher als Beweise für die Erblichkeit der functionellen Anpassungen angesehen werden. Wir werden aber bei der speciellen Untersuchung der Erblichkeit erkennen, dass dieser Schluss trotz dieses angeborenen Vorkommens ohne weiteres nicht gezogen werden darf.

Ausser diesen statischen Anpassungen der inneren Structur der Stützorgane und den dynamischen der glatten Muskelfaser-Gebilde an die Richtungen der höchsten Leistung, welche mit dem Minimum von Material das Höchste zu leisten vermögen, ist noch eine Gruppe von Gestaltungen zu nennen, welche denselben Charakter in Bezug auf die Leistung hat, und sich blos dadurch von den anderen unterscheidet, dass die Kräfte, an welche hier Anpassung stattfindet, nicht statische und auch nicht so einfache dynamische, sondern viel complicirtere hydraulische, in specie hämodynamische sind, da es sich um die Gestalt des Lumens der Blutgefässe handelt.

Das Thatsächliche dieser Verhältnisse ist im Allgemeinen Folgendes[1]: Das Lumen der Blutgefässe zeigt am Ursprung jedes Astes nicht die cylindrische Gestalt, wie im Verlaufe des Gefässes, sondern die eigenthümlich konische Gestalt, welche ein ungehemmt aus der seitlichen runden Oeffnung eines durchflossenen Cylinders ausspringender Strahl von selber, d. h. zufolge der in ihm wirkenden hydraulischen Kräfte annimmt; und diese Gestalt ändert sich bei den Blutgefässen mit den gleichen Umständen und genau in der gleichen Weise, wie die Gestalt solches frei ausspringenden Strahles; diese Aenderung erfolgt daher mit der Aenderung der Grösse des Neigungswinkels des Astes zum durchflossenen Rohre, mit der Stärke des Astes im Verhältniss zur Stärke des Stammes etc.

Dies schliesst zugleich ein, dass der Astursprung der Blutgefässäste aus ihrem Stamme in derjenigen Richtung erfolgt,

[1] W. Roux, Ueber die Verzweigungen der Blutgefässe. Jena 1878.

welche als die Resultante aus der Stromgeschwindigkeit und der Grösse des Seitendruckes sich ergiebt; und aus dieser Richtung biegt er erst allmählich zu derjenigen um, welche ihn an den Ort seines Verbreitungsbezirkes führt.

Wenn ferner ein Arterienstamm Aeste abgiebt, welche stärker als $^2/_5$ des Durchmessers des Stammes sind, so erfährt dabei der Stamm selber eine Ablenkung nach der entgegengesetzten Seite, und diese Ablenkung wächst wieder ganz entsprechend den hydraulischen Verhältnissen mit der Grösse des Astursprungswinkels und mit der Stärke des Astes im Verhältniss zur Stärke des Stammes.

Alle diese Einrichtungen haben zur Folge, dass die Verbreitung des Blutes im Körper an den unzähligen Verästelungsstellen unter der geringsten Reibung erfolgt, dass also der Betrieb der Circulation mit einem Minimum von lebendiger Kraft und von Wandungsmaterial ermöglicht ist.

Ihnen sind noch einige längst bekannte und im gleichen Sinne wirkende Eigenschaften der Gestalt des Blutgefässlumens anzuschliessen, so die vollkommene Glattheit der Innenwandung, die cylindrische Beschaffenheit des Lumens im Verlauf der Gefässe und vor allem die Ausbildung von Hauptbahnen in der netzförmigen Anlage.

Alle diese Eigenschaften werden schon angeboren und abgesehen von den Richtungsverhältnissen bilden sie sich auch unter abnormen Verhältnissen von selber aus und weisen dadurch auf das Vorhandensein einer ganz wunderbaren Eigenschaft der Blutgefässwandung hin. Die Letztere muss nämlich, um zu ermöglichen, dass der Blutstrahl durch die in ihm enthaltenen Kräfte die geschilderten Verhältnisse überall von selber gestaltet, die Eigenschaft haben, blos der kräftigen Blutspannung Widerstand zu leisten, dagegen den feinsten Flüssigkeitsstössen durch Anprall vollkommen nachzugeben.

Wenn die Blutgefässwandung diese Eigenschaften hat, so ergeben sich alle angeführten und auch die der Kürze halber hier nicht erwähnten, aber gleichfalls in der oben genannten Schrift beschriebenen Gestaltungen ganz von selber!

Andererseits hat aber auch die Blutgefässwandung an den Stellen, wo es für den Organismus nöthig ist, die Fähigkeit, selbst dem stärksten Flüssigkeitsstoss zu widerstehen, womit das Wunderbare ihrer Eigenschaften noch bedeutend vermehrt wird. Und doch erscheint es naturgemässer, diese drei Eigenschaften, welche für todte Substanz sich widersprechen würden, der lebenden Wandung zuzuschreiben, als jede einzelne der Millionen Verästelungsstellen durch formale Einzelgesetze entstehen zu lassen, womit auch die Ausbildung der gleichen Einrichtungen in abnormen neuen Verhältnissen, nach Unterbindung von Arterien etc., keine Erklärung fände. Aus diesem letzteren Verhalten folgt wieder, wie bei den vorher besprochenen Bildungen, dass die bezüglichen Gestaltungen nicht durch Einzelvariation und Auslese entstanden und gezüchtet worden sein können; ganz abgesehen davon, dass diese Züchtung wiederum auch gar nicht möglich gewesen wäre, da das zufällige Vorkommen einiger derartiger Variationen im Kampfe um's Dasein absolut nichts genützt haben würde, und ausserdem ein zufälliges Vorkommen solcher Formen bei der Feinheit derselben, gegen welche die Architectur der Knochenspongiosa balkengrob ist, durchaus in das Bereich der Unwahrscheinlichkeit gehört, denn die Charaktere am Astursprungskegel sind so feine, dass sie beim Abzeichnen durch eine Abweichung von nur Strichbreite oft ganz verloren gehen.

So weisen auch diese Gestaltungen wieder auf das Vorhandensein von Qualitäten im Organismus hin, welche auf die Einwirkung functioneller Reize das Zweckmässige in höchster denkbarer Vollkom-

menheit direct hervorzubringen, direct auszugestalten vermögen.

Aber woher sind diese wunderbaren Eigenschaften? E. Du Bois-Reymond hat sich schon vor Jahren diese Frage gestellt, denn er sagt[1]: »Auch die Fähigkeit der Organismen, durch Uebung sich zu vervollkommnen, scheint mir mit Rücksicht auf die natürliche Zuchtwahl noch nicht hinreichend Beachtung gefunden zu haben.«

Führt diese Fähigkeit nicht die Teleologie und damit den glücklich durch Darwin beseitigten Dualismus wieder ein? Die Antwort auf diese Fragen werden die nächsten Kapitel zu geben versuchen.

## B. Erblichkeit der Wirkungen der functionellen Anpassung.

### 1. Thatsächliches.

Die individuelle Wirkungsgrösse der functionellen Anpassung, die Anpassungsbreite, ist bekanntlich eine beschränkte. Jedes Individuum kann sich durch eigenen Fleiss blos bis zu einer gewissen Stufe erheben, betreffe es nun die Erwerbung körperlicher Geschicklichkeiten oder geistige Vervollkommnung. Diese für das Individuum sehr vortheilhaften Veränderungen würden aber für die Entwicklung und Vervollkommnung des ganzen Thierreiches durchaus nutzlos gewesen sein, wenn sie nicht vererbbar, auf die Nachkommen übertragbar wären und wenn sie nicht letztere damit von vornherein auf eine höhere Stufe zu stellen vermöchten, von welcher sie wiederum weiter schreitend mit Hülfe der individuellen Anpassung sich zu noch höherer Vollkommenheit emporarbeiten könnten.

Von dem Grade der Vererbung dieser erworbenen, zweckmässigen Eigenschaften würde die Geschwindigkeit des auf

[1]) Darwin versus Galiani. 1876. p. 20.

diese Weise möglichen Fortschrittes abhängig sein. Wenn z. B. die erworbenen Eigenschaften sich ganz auf die Nachkommen übertrügen, so würde der Fortschritt ein ungemein rascher sein können. Die Erfahrung weist aber im Gegentheil durch die Langsamkeit des Fortschrittes darauf hin, dass nur ein geringer Bruchtheil der Grösse der erworbenen Eigenschaften vererbt wird. Ja es scheint, als wenn überhaupt erst Generationen hindurch andauernde Wirkung der functionellen Anpassung nach einer Richtung hin nöthig sei, um die Eigenschaften so zu befestigen, dass sie sich auf die Nachkommen durch Vererbung übertragen.

Bei der Feststellung der Vererbung erworbener Eigenschaften handelt es sich immer um die Entscheidung zwischen zwei Möglichkeiten, welche fast nie sicher zu treffen ist; und von diesen Möglichkeiten scheint fast immer die zuletzt anzuführende, für die Entwicklung ungünstige, die wahrscheinlichere. Es handelt sich darum, zu entscheiden, ob in der That die vererbte günstige Eigenschaft vom Vater vollkommen neu erworben und dann vererbt worden ist, oder ob sie in ihm nicht schon durch embryonale Variation potentia aufgetreten und im späteren Leben von ihm eigentlich blos entwickelt worden ist.

Dass aber im Embryo auftretende neue Variationen sehr häufig und in hohem Grade vererbt werden, ist sicher festgestellt und kann von Niemandem mehr bezweifelt werden, wenngleich auch Fälle vorkommen, in denen embryonale Variationen, wie z. B. der halbseitige, stets angeborene Riesenwuchs[1]) und viele Geschwülste, deren Keime angeboren werden, sich nicht vererben.

Auf diesen Einwand kann man sich stützen zur Erklärung der hochgradigen, von Generation zu Generation sich steigern-

---

[1]) H. Fischer in: Deutsches Archiv f. Chirurgie. Bd. 12. p. 3.

den gewerblichen Fertigkeiten, welche man in Gegenden beobachtet, wo fast die ganze Bevölkerung viele Generationen hindurch denselben Industriezweig gepflegt hat. Man kann auch in diesen Fällen immer den nicht unberechtigten Einwand machen, es seien diejenigen von den Geschwistern zur Fortsetzung des väterlichen Gewerbes herangebildet worden, welche von Jugend auf besonderes Geschick dazu verriethen, welches ihnen also durch zufällige embryonale Variation angeboren sei. Durch diese Generationen hindurch fortgesetzte Auslese sei die Steigerung der Leistungsfähigkeit nach dieser Richtung hin bedingt, abgesehen von der, durch frühzeitige jugendliche Beschäftigung hervorgerufenen Vergrösserung der individuellen Anpassungsbreite.

Die meisten Autoren haben sich begnügt, über die Erblichkeit functioneller Anpassungen subjective Meinungen zu äussern: thatsächliches Material haben nur wenige geliefert.

Zunächst weist Darwin auf die wichtige Thatsache der Vererbung der Instincte hin. Wenngleich viele Instincte durch embryonale Variationen entstanden gedacht werden können, wie z. B. die Geruchsinstincte, so giebt es doch auch welche, die nur durch eigene Beobachtung und Erfahrung, also durch functionelle Anpassung, erworben werden konnten. So führt Darwin an die Erwerbung der Furcht der Thiere vor dem Menschen. Wenn Menschen zum ersten Male auf bisher unbewohnte Inseln kommen, so haben die Thiere oft keine Furcht vor ihnen; aber schon nach mehreren Generationen ist ihnen die Menschenfurcht angeborener Instinct. Fernerhin führt Exner an[1]: »Nicht nur das Gedächtniss als die Fähigkeit, Gedächtnissbilder längere oder kürzere Zeit festzuhalten, ist vererblich, sondern auch der Inhalt des Gedächtnisses, die Ge-

[1] Exner, Physiologie der Grosshirnrinde, in: Hermann, Handbuch der Physiologie. Bd. II. Abth. 2. p. 286.

dächtnissbilder selbst. Es kommt vor, dass junge Jagdhunde, die niemals auf der Jagd waren, noch sonst Gelegenheit hatten, je einen Flintenschuss und seine Wirkung kennen zu lernen, wenn sie auf dem Felde den ersten Schuss gewahren, mit voller Lust, wie ein alter Jagdhund, auf die Beute stürzen, um zu apportiren, auch wenn sie keine fallen sehen. Es ist das ein Beweis, dass seit der Erfindung des Schiesspulvers das Gedächtnissbild eines Schusses und seiner Folgen in das Hundegehirn erblich übergegangen ist, also in den sogenannten Instinct erblich aufgenommen wurde.«

Weitere Beispiele der Erwerbung und Vererbung des Instinctes finden sich bei E. Hering[1], von Hensen[2], L. Büchner[3], Karl Schneider[4], A. E. Bown[5] und Anderen.

Der Umstand, dass dagegen beim Menschen die Vererblichkeit concreten Seeleninhaltes so gering ist, ist auffallend, muss aber als eine im Kampfe um's Dasein besonders erworbene und gezüchtete sehr günstige Eigenschaft betrachtet werden, da sie, wie bekannt, die Ursache unseres Hauptvorzuges vor den Thieren, unserer Universalität ist; denn wenn wir in gleicher Weise, wie die Thiere, die Kenntnisse unserer Vorfahren ererbten, so würde dadurch die Freiheit der individuellen Ausbildung auch in der gleichen Weise, wie bei den Thieren, beschränkt werden.

Es scheint übrigens denkbar, dass diese Eigenschaft blos von einer geringeren angeborenen Disposition zur Vererbung des Seeleninhaltes ihren Ausgangspunkt genommen hat und dann

[1] E. Hering, Das Gedächtniss als eine allgemeine Function der Materie. Vortrag in der Wiener Akademie. 1870.

[2] von Hensen, Ueber das Gedächtniss. Rectoratsrede. Kiel 1877.

[3] L. Büchner, Aus dem Geistesleben der Thiere. 2. Aufl. 1880.

[4] Karl Schneider, Der thierische Wille. 1880.

[5] Kosmos, Zeitschrift etc. Bd. III. p. 447.

durch den grossen Wechsel der Lebensweise der Menschen weiter ausgebildet worden ist, da zur Erwerbung von Instincten viele Generationen hindurch in der gleichen Weise sich wiederholende Eindrücke, verbunden mit einer gewissen Einfachheit und Beschränktheit des ganzen Seeleninhaltes, nöthig sind.

Ein Beispiel der Vererbung von Eigenschaften, deren erworbener, nicht durch Auslese gezüchteter Charakter sich aus der Unzweckmässigkeit desselben ergiebt, führt Overzier[1] an, indem er die erbliche Uebertragung der krummen Bäckerbeine feststellt.

Ich habe mich bestrebt, die Zahl dieser sicheren Beispiele zu vermehren, und es erhellt, dass als zweifellose Vererbung functioneller Anpassung blos die Ausbildung derartiger Qualitäten angesehen werden kann, welche entweder nicht als durch zufällige embryonale Variation entstanden oder nicht als durch Auslese gezüchtet angenommen werden können.

Nicht durch embryonale Variation kann meiner Meinung nach die angeborene Disposition zur Muttersprache entstanden sein. Es werden uns die Coordinationen, die Anordnungen und Verbindungen der Ganglienzellen, welche die Sprachmuskeln innerviren, schon so weit angeboren, dass wir unsere Muttersprache am leichtesten sprechen lernen, während z. B. Europäer, auch wenn sie schon als Kind unter die Nama gebracht werden, deren Sprache nicht oder nur mit grösster Schwierigkeit so vollkommen erlernen, als diese selber.

Auch sind die coordinirten Augenbewegungen, welche beide Augen in jeder Blickrichtung immer so stellen, dass die Bilder jedes Gegenstandes immer auf identische Punkte beider Netzhäute fallen und daher einfach gesehen werden, vererbt, da sie nach den Untersuchungen von Raehlmann und Wit-

[1] Kosmos, Zeitschr. f. monist. Weltansch. Bd. I. p. 184.

kowsky[1]) in den ersten zehn Lebenstagen schon die vorherrschenden sind. Dies widerspricht nicht den Beobachtungen W. Preyer's[2]), dass dieselben nicht gleich angeboren, sondern erst innerhalb dieser Zeit erworben werden; es beweist aber, dass wenigstens ihre Disposition angeboren sein muss. So unendlich complicirte Verbindungen der Muskelbewegungen können meiner Meinung nach nicht durch zufällige embryonale Variationen entstanden sein.

Wichtiger, d. h. beweisender als diese beiden Beispiele, erscheint mir die folgende Betrachtung.

Es handelt sich, wie erwähnt, in der vorliegenden Frage immer um die Unterscheidung dessen, was durch zufällige embryonale Variationen und Auslese nach Darwin's Selectionsprincip entstanden ist, von dem durch functionelle Selbstgestaltung Gebildeten und danach Vererbten. Die Wirkungen des ersteren Princips erscheinen unbegrenzt; wir können fast keine noch so grossen Veränderungen nachweisen, von welchen mit absoluter Sicherheit behauptet werden könnte, dass sie principiell nicht durch genügend wiederholte embryonale Variationen und Auslese hätten entstehen können, sofern die letztere fein genug wirkte und die nöthige Zeit dazu gegeben wäre. Trotzdem giebt es Eine Art Vorkommniss in der Entwicklung des Thierreiches, von welchem wir mit Bestimmtheit das Gegentheil behaupten können. Es giebt nämlich einen Punkt in der Entwicklungsgeschichte des Thierreiches, von welchem wir mit Bestimmtheit behaupten können, dass die Vervollkommnung keine successive in den einzelnen Theilen war, sondern in fast allen Organen des Körpers eine gleichzeitige gewesen sein muss,

[1]) E. Hering, Physiolog. Optik, in: L. Hermann, Handb. d. Physiologie. Bd. III. p. 529.

[2]) Kosmos, Bd. III. p. 32.

weil günstige Variationen blos **einzelner Theile auf einmal** das Ueberschreiten dieser Periode nicht ermöglicht hätten. Es ist eine Periode, in der mit Sicherheit die **gleichzeitige** Ausbildung von Tausend, ja Million zweckmässigen Einzeleigenschaften hat stattfinden müssen. Solches kann die Auslese aus freien, nicht auf das Zweckmässige tendirenden Variationen nicht leisten. Sie kann immer blos wenige Charaktere auf einmal züchten. Welches ist nun der Moment, von welchem wir diese Nothwendigkeit behaupten können? in welchem Falle kann der Uebergang kein allmählicher, kein in den verschiedenen Organen successiver gewesen sein? Es ist in der Periode des Ueberganges vom Wasser- zum Land- oder richtiger zum Luftleben. Wir sind gewohnt, diesen Uebergang alljährlich bei den jungen Amphibien als etwas ganz Selbstverständliches zu betrachten; doch hier finden die Veränderungen des Thieres in allen seinen Theilen, wie alle anderen embryonalen Umbildungen zufolge bestimmter vererbter Bildungsgesetze statt, und die Umwandlung einer Kaulquappe in einen Frosch ist insofern nichts Besonderes. Aber wie sind diese Umbildungsgesetze erworben worden? Wodurch sind diese Eigenschaften zum ersten Male entstanden, als sie, Tausend oder Million, alle auf einmal nöthig wurden? Vielleicht sind ihrer gar nicht so viele und vielleicht ist doch eine allmähliche Umbildung bei dieser Anpassung möglich gewesen. Gewiss! Graduell ist die Anpassung eine allmähliche gewesen. Die Thiere werden zuerst einen nur kurzen Aufenthalt auf dem Lande genommen haben und bald wieder in das Wasser zurückgekehrt sein. Aber was ist nöthig, wenn ein Wasserthier auch nur kurze Zeit auf dem Lande leben soll?

Betrachten wir diesen Vorgang blos bei den Wirbelthieren und geben wir den Thieren schon als durch früheres Luftschnappen unter Beihülfe von Auslese erworben neben den Kiemen

noch eine zur Lunge umgewandelte, d. h. gefässreiche Schwimmblase im Voraus mit für seinen Versuch, auf das Land überzugehen, und sehen wir zu, wie dieser Versuch auf den Körper wirken wird, und was zum Gelingen desselben nöthig ist.

Sobald das Thier auf das Land aus dem Wasser herauskommt, müsste es zunächst das schrecklichste Unbehagen empfinden, denn es werden mit einem Male sein Körper und seine Glieder vielmal schwerer, als vorher, da sie im Wasser blos so viel, oder subjectiver gesprochen, so wenig wogen, als sie schwerer sind, als das verdrängte Wasser. Wie unangenehm ist es z. B. uns schon, wenn wir längere Zeit im Wasser geschwommen haben und, an das Land steigend, plötzlich unsern Körper wieder selber tragen müssen. Dieser geringe Grad von Unannehmlichkeit, den wir, an das Tragen unserer Gliedmassen unser Leben lang gewöhnt, bei diesem Uebergange empfinden, ist aber gar nicht zu vergleichen mit dem Eindruck, den ein Thier haben muss, welches seine Körpertheile nie selber getragen hat.

Ferner müssen die Thiere sich sofort ganz anders bewegen, in anderen Coordinationen ihre Muskeln gebrauchen: sie können eine Menge Bewegungen, die sie im Wasser, der Schwere fast nicht unterworfen, auszuführen gewohnt waren, nicht machen, sondern müssen ganz energisch fast alle Muskeln des Körpers in bestimmter, durch die Statik vorgeschriebener Weise gebrauchen. Ferner die Knochen, welche bisher fast blos der Muskelwirkung Widerstand zu leisten hatten, müssen jetzt auf einmal nach den statischen Verhältnissen tragen, und zwar so stark, dass das Tragen des Körpers im Wasser, beim Laufen auf dem Grunde, kaum als Vorübung dazu in Betracht kommen kann. Das Gleiche gilt von den Gelenkeinrichtungen, den Knorpeln und Bändern: sie werden alle plötzlich viel stärker

in Anspruch genommen, und die letzteren in neuen Hauptrichtungen.

Die Blutvertheilung im Körper wird sofort eine ganz andere: Das Blut, welches bisher der Wirkung der Schwere ganz entzogen war, wird sich jetzt in die der Erde näher befindlichen Theile des Körpers senken, indem es aus Hirn und Rückenmark heruntersinkt. Es wird eine lähmende Anämie des Centralnervensystems eintreten, oder die den Blutzufluss zu den verschiedenen Organen regulirenden Mechanismen müssen sofort nach ganz neuen Regeln das Blut vertheilen, wenn nicht totale Störung der Functionen aller Organe eintreten soll.

Sauerstoffmangel wird eintreten; denn die Lungen sollen jetzt auf einmal den ganzen Bedarf für eine grössere Dauer allein beschaffen.

Durch das Trockenwerden der Haut, der Kiemen und der Seitenorgane werden abnorme Sensationen entstehen. Der gewohnte, sichere Verkehr mit der Aussenwelt wird aufgehoben, denn die Sinnesorgane treten für das Thier ausser Function, da sie alle ganz neue, nicht durch Erfahrung verständlich gewordene Eindrücke empfangen.

Das Gehörorgan wird, an die stärkere Leitung durch das Wasser mit Uebertragung der Eindrücke durch den ganzen Schädel gewöhnt, fast gar nicht angesprochen werden. Das Auge wird seine Function als Bild bildender Apparat verloren haben.

Ob bei diesen kaltblütigen Thieren der Wärmeverlust durch Wasserverdunstung einen Nachtheil haben wird, muss dahingestellt bleiben.

Diese Uebelstände werden zum Theil mit der Dauer des Aufenthaltes auf dem Lande wachsen, und der Aufenthalt daher zunächst nur ein sehr kurzer sein und sie werden auch bei blos partiellem aus dem Wasser Kommen sich an den

herausragenden Theilen einstellen. Was aber das Wichtigste ist, sie werden immer alle zugleich eintreten, und wenn das Thier trotzdem auf das Land gehen kann, so muss auch die Correction in den meisten zugleich eintreten können.

Was bedeutet aber eine derartige Correction in allen Organen des Körpers mit Ausnahme derer der Ernährung und Fortpflanzung? Sie bedeutet das Vorhandensein höchst vollkommener functioneller Anpassungsmechanismen in fast allen Theilen des Körpers, welche im Stande sind, beim Uebergange des Organismus in neue Verhältnisse direct die nöthigen zweckmässigen Aenderungen hervorzubringen. Sie sind ein nöthiges Erforderniss, eine unerlässliche Vorbedingung der auch nur zeitweiligen Vertauschung des Wasserlebens mit dem Luftleben, und sie werden sich um so gebieterischer nöthig machen, je länger der Landaufenthalt dauert.

Wir kennen solche Selbstregulationsmechanismen von den höheren Thieren und schliessen daraus zurück, dass sie vielleicht auch die niederen hier in Betracht kommenden besitzen. Wir kennen unsere Fähigkeit, ganz fremde Bewegungsweisen uns anzueignen und durch Uebung zur leicht ausführbaren gewohnten zu machen, alle die motorischen Centralorgane in Gehirn und Rückenmark entsprechend umzubilden. Wir wissen, dass die Knochen und Bänder mit der stärkeren Inanspruchnahme ihrer Function stärker werden an den betreffenden Stellen. Von der möglichen Exactheit der Regulation der Blutvertheilung überzeugen wir uns täglich, wenn wir uns am Morgen vom Lager aufrichten, ohne, bei normalem Zustand des Körpers, auch nur einen Moment Blutarmuth des Gehirnes zu bemerken. Die Athmung regulirt sich bei pathologischen Störungen gleichfalls sehr erheblich von selber, und für den Proteus ist von Schreiber[1] beobachtet worden, dass beim Leben in seichtem

[1] Cit. nach: Darwin, Variiren der Thiere etc. II. p. 340.

Wasser die Lungen grösser und gefässreicher werden, während die Kiemen sich entsprechend verkleinern.

Ueber den Grad der directen Anpassungsfähigkeit der Sinnesorgane können wir uns von den höheren Thieren keinen Schluss auf die hier nöthigen Verhältnisse gestatten. Da indessen zu dieser Zeit noch keine Feinde am Ufer vorhanden waren, so war vielleicht die Verminderung der Function dieser Organe zunächst von geringerem Nachtheil.

Es ist hier also nöthig, dass auf einmal in fast allen Organen gleichzeitig zweckmässige Aenderungen eintreten. Es ist die Frage, ob die functionelle Anpassung dies zu leisten vermag, oder ob dies ihrem Wesen widerspricht. Wir werden weiter unten ausführlich darlegen, dass dies gerade ihr Wesen ist, ebenso wie sie an Millionen Einzelstellen desselben Organsystemes oder Organes gleichzeitig zweckmässig umgestaltend zu wirken vermag.

Es muss gerade hervorgehoben werden, dass die functionelle Anpassung bei der Aenderung der Lebensbedingungen in allen betroffenen Organen des Körpers zugleich zweckmässige Aenderungen hervorzubringen vermag: und diese Gleichzeitigkeit der Wirkung in Millionen Theilen muss als ihr Charakteristisches der Wirkung der Zuchtwahl gegenüber gestellt werden, welche immer blos ganz wenige zweckmässige Eigenschaften gleichzeitig ausbilden kann.

Danach können wir in der Untersuchung der Erblichkeit der Wirkungen der functionellen Anpassung weiter gehen.

Nehmen wir zunächst an, die Wirkung der functionellen Anpassung sei nicht erblich. In diesem Falle wird jede Generation, welche den Versuch macht, am Ufer ausserhalb des Wassers Nahrung oder Schutz vor Feinden zu suchen, von

dem gleichen Stadium anfangen müssen und daher in der Anpassung an das Landleben auch nie eine gewisse Stufe der Vollkommenheit überschreiten können, denn die Uebung hat für das Individuum ihre bestimmten Grenzen. Es werden aber im Laufe der Generationen allmählich zufällig angeborene günstige Variationen vorkommen und vielleicht ihren Trägern einen Vortheil verschaffen. Dabei ist indessen zu berücksichtigen, dass dieser nur sehr gering sein kann, da die günstigeren Eigenschaften blos in einigen Theilen bestehen, während doch die gleichzeitige entsprechende Aenderung aller nöthig ist; ja es ist möglich, dass er aus diesem Grunde vielleicht gar nicht zur Geltung kommt. Nehmen wir aber an, er komme zur Geltung; so würde dieses Thier in der Anpassung etwas weiter schreiten, und indem sich dieses wiederholt, könnte allmählich durch Variation und Auslese vollkommene Anpassung stattfinden, und die functionelle Anpassung hätte dabei blos die Rolle gespielt, die Uebergangszeit zu ermöglichen.

Sehen wir nun aber zu, wie die zufällig angeborenen und daher erblichen Eigenschaften, welche durch natürliche Zuchtwahl gehäuft worden wären, eigentlich beschaffen sein müssten, so finden wir, dass sie auf allen Stufen des Ueberganges immer genau das darstellen müssten, was die functionelle Anpassung bereits gebildet hat, was aber in Folge der ihrer Wirkung mangelnden Erblichkeit nicht auf die Nachkommen übertragbar gewesen wäre. Also alle diese Millionen Veränderungen, welche das Individuum durch functionelle Anpassung in einer gewissen Stärke gleich auf einmal erwirbt, müssten nach und nach auf dem unendlich weiten Umwege der beliebigen Variation und der Auslese von neuem erworben und fixirt worden sein. Und dies müsste nicht blos für jeden Theil einmal stattgefunden, sondern für jeden Theil Stufe für Stufe bis zum Grade der vollkommenen Anpassung sich wiederholt haben. Dass wir aber

nicht zu viel gesagt haben, als wir von Millionen Einzeleigenschaften redeten, geht daraus hervor, dass die Elementartheile fast aller Organe des Körpers mehr oder weniger umgeändert werden müssen: wir hätten daher wohl richtiger von Milliarden reden können.

Es müsste nicht blos hier, sondern es müsste überall bei der weiteren Entwickelung der Organe dasjenige, was die functionelle Anpassung in tausend Theilen des Organismus gleichzeitig Zweckmässiges geschaffen hätte, dann erst durch Tausende von Generationen dauernde zufällige Variationen und Auslese immer wieder von Neuem, aber in vererbbarer Form, erworben worden sein und erworben werden, wenn die Wirkung der functionellen Anpassung absolut nicht vererblich wäre. Uebertragen sich dagegen ihre Bildungen, sobald sie mehrere Generationen hindurch erworben und erhalten worden sind, auf die Nachkommen, so findet damit eine grosse Zahl der Zweckmässigkeiten des thierischen Organismus ihre Erklärung, sofern nur die functionelle Anpassung selber erklärt ist, und es ist verständlich, dass bei den Menschen diese Vererbung sehr gering ist, weil fast jede Generation eine andere Lebensweise und Beschäftigung hat und die ungemeine Vielseitigkeit der Thätigkeit des Individuums mit der Ausbildung fester Mechanismen auch ihre Vererbung erschwert. Deshalb finden wir bei ihnen blos diejenigen functionellen Anpassungen vererbt, welche trotz des sonstigen allgemeinen Wechsels constant sind: die Coordinationen der Muttersprache, die coordinirten Augenbewegungen und die allgemeinsten Begriffe von Raum, Zeit, Causalität.

Die Sprach- und Augenmuskel-Coordinationen müssen, wenn sie irgend etwas nützen sollen, immer gleich in so viel tausend Ganglienzellen-Verbindungen stattfinden, dass eine Entstehung durch zufällige embryonale Variation und Summirung derselben durch Auslese nicht möglich ist, und wenn also eine Disposition

für diese Ausbildung als angeboren angenommen werden muss, so kann sie nur von Vererbung erworbener, functioneller Anpassung herrühren.

## 2. Theoretisches über Vererbung und Entwickelung.

Nach diesem Thatsächlichen über die Vererbung wollen wir noch einiges Principielle, Theoretische darüber aufführen.

Zunächst ist auf einen Irrthum hinzuweisen, welcher bei der Beurtheilung der Erblichkeit von Bildungen oft gemacht wird. Viele betrachten diejenigen und zwar nur diejenigen Bildungen als ererbte, welche regelmässig angeboren werden. Diese Auffassung aber muss nach beiden Richtungen hin als unrichtig bezeichnet werden. Weder sind alle regelmässig angeborenen Bildungen als direct vererbt anzusehen, noch dürfen alle Bildungen, welche nach der Geburt auftreten, als nicht vererbte, sondern erworbene gedeutet werden.

Wenn Ersteres richtig wäre, wenn alle angeborenen Bildungen vererbt wären, so würden wir in dem obigen angeführten Beispiele der angeborenen functionellen Structur der Bindegewebshäute und der Arterien einen der besten Beweise für die Erblichkeit der durch functionelle Anpassung hervorgebrachten Bildungen haben, und man würde wohl auf die erste Ueberlegung hin geneigt sein, sie so zu verwenden. Leider wäre dies incorrect; denn dieser Schluss beruhte alsdann auf einer nicht richtigen, oberflächlichen Auffassung des Vererbten.

Der Moment der Geburt kann durchaus nicht als eine Grenzscheide von Ererbtem und Erworbenem betrachtet werden. Denn einmal tritt in Wahrheit ein principiell neuer Zustand durch die Geburt blos für die Athmungs- und Verdauungsorgane ein; alle anderen Organe wurden schon in der Gebärmutter von

functionellen Reizen getroffen und fungirten somit mehr oder weniger.

Die Bewegungen des Embryo im Mutterleibe sind allen bekannt; aber dass solche embryonalen Bewegungen schon in den allerfrühesten Stadien und in andauerndster Weise vorkommen, verdanken wir erst den neuesten Untersuchungen von Preyer[1]), den Resultaten seiner an Hühnereiern angestellten Embryoscopie. Er sah, dass der Hühnchenembryo schon vom dritten Brüttage an den Rumpf und die Extremitäten lebhaft rhythmisch bewegte.

Daher stehen schon vom Anfang ihrer Bildung an die betreffenden Muskeln mit ihren Sehnen, Aponeurosen und Fascien, sowie die Skelettheile mit ihren Gelenkenden, mit Kapseln und Bändern unter dem gestaltenden Einflusse dieser Function und wir sind aus diesem Grunde nicht berechtigt, die betreffenden angeborenen Bildungen rein als vererbte anzusehen. Wir sind nicht im Stande, zu beurtheilen, wie viel vererbt, wie viel durch functionelle Anpassung erworben ist, weil wir die embryonale functionelle Anpassungsgrösse und -Geschwindigkeit nicht kennen und weil wir noch nicht die primär vererbten von den secundären Bildungen zu unterscheiden vermögen. Aus dem Nachstehenden wird sich ergeben, dass nur relativ wenige primäre Charaktere vererbt zu werden brauchen, vorzugsweise vielleicht diejenigen, die auch ursprünglich durch embryonale Variation entstanden waren und dann mit Hilfe der dadurch bestimmten Richtung der functionellen Anpassung die specifischen Einzelformen hervorgebracht haben.

Noch weniger als für die Muskeln, Skelettheile, Bänder und Fascien kann die innere Structur und die äussere Form der angeborenen Blutgefässe als vererbt aufgefasst werden: denn die Blutgefässe fungiren fortwährend im Embryo von ihrer ersten

[1]) Preyer, Jenaer med. naturw. Zeitschr. 1880.

Anlage an, und die erwähnte Structur ihrer Wandungen und die Gestalt ihrer Lichtung wird also in der gleichen Weise durch functionelle Anpassung entstehen können, wie im Erwachsenen die berufsmässige ungleiche Ausbildung der Organe.

Die Sinnesorgane werden mehr oder weniger von Reizen getroffen und letztere können ausgestaltend bei der Bildung der percipirenden Theile derselben mitwirken, wenn auch wohl diese Wirkung zumeist nur gering sein wird.

Das Gleiche wie für die Säugethiere gilt von der Entwicklung der Vögel: auch hier ist ein fester Zeitpunkt vorhanden, wo eine augenfällige, der nicht eingehenden Betrachtung als wesentlich genug imponirende Wandlung der Lebensbedingungen eintritt, um ihn als die Grenzscheide des Ererbten und des Erworbenen anzusehen: der Moment des Auskriechens aus dem Ei. Ist schon diese Auffassung nach dem Obigen durchaus unberechtigt: wo aber liegt nun die entsprechende Grenzscheide bei Amphibien und Fischen, welche von vorn herein fast wie im Freien leben und durch ihre Eihülle nur relativ wenig vor den Reizen der Aussenwelt geschützt sind? Wer will hier wagen, einen Moment festzusetzen, wo die vererbten Bildungen aufhören und das Erwerben von Eigenschaften durch functionelle Anpassung des Embryo anfängt! In wie relativ frühem Stadium der Entwickelung sind hier die Thiere schon auf Selbsternährung angewiesen! Will man hier vielleicht als Grenzscheide des Vererbten und des Erworbenen den Moment nehmen, von welchem an das Thier blos noch dem Aehnlichkeitswachsthum folgt, blos noch in allen Theilen gleichmässig sich vergrössert? Dann müsste man aber analog das Menschenleben fast bis zum Ausgewachsensein als Embryonales oder Vererbtes bezeichnen, denn bekanntlich findet wirkliches Aehnlichkeitswachsthum überhaupt nicht statt, sondern in jeder Entwickelungsperiode wachsen die verschiedenen Organe ungleich.

Bezüglich der äusseren Proportionen lehrt uns die Anatomie für Künstler, dass jedes Alter durch gewisse Proportionen seiner Körpertheile charakterisirt ist, und die Wägungen der inneren Organe in den verschiedenen Altern ergeben das Gleiche. Eingehende morphologische Untersuchungen bestätigen dies in allen Organen[1].

Wo hört nun das vererbte Wachsthum auf? Alle diese ungleichen Veränderungen der Organe in den verschiedenen Entwicklungsperioden bis zum Ausgewachsensein sind, soweit sie innerhalb des fest Normirten sich halten, offenbar vererbt.

Es lässt sich hier nichts entscheiden, so lange wir nicht klar darüber sind, was überhaupt unter vererbten Bildungen zu verstehen ist. Jedenfalls ist es willkürlich, die Entstehung der vererbten Bildungen in den embryonalen Zeitraum zu bannen und alle postembryonalen Bildungen als erworben zu bezeichnen. Embryonal, von ἔμβρυος, das (in einen andern Körper) Eingeschlossene, bezeichnet blos einen einzigen Umstand des Geschehens, den eines gewissen Abgeschlossenseins, und gewiss kann alles, was in dieser Zeit sich vollzieht, embryonal genannt werden. Aber einmal ist, wie erwähnt, dieses Abgeschlossensein von der Aussenwelt von äusseren Einwirkungen ein sehr unvollkommenes, und zweitens fällt, wie wir gezeigt haben, diese Periode keineswegs mit der Ausbildung des Vererbten zusammen. Wenn wir aber die Bezeichnung »embryonal«, um der Gewohnheit zu folgen, identisch mit »vererbt« gebrauchen wollen, nach dem Principe a potiori fit denominatio, weil die in der embryonalen Zeit ablaufenden Bildungen zumeist vererbte sind, so dürfen wir uns nicht scheuen, auch die Entwickelung des Jünglingsalters zum grossen Theil noch als embryonale zu benennen.

Unter »vererbt« versteht man im gewöhnlichen Sinne Bil-

[1] Siehe W. Henke, Anatomie des Kindesalters, in: Gerhardt, Handbuch der Kinderheilkunde. Bd. I. p. 227 ff. 1877.

dungen, welche schon die Vorfahren eines Individuums besassen und ohne Weiteres auf die Nachkommen übertragen haben, wie ein durch Arbeit erworbenes Vermögen des Vaters durch Vererbung einfach auf die Kinder übergeht, ohne dass diese wieder etwas von der Arbeit der Vorfahren zu leisten haben, um es zu gewinnen. Diese Bedeutung scheint mir das Wesen zu treffen und geeignet zu sein, auf das biologische Geschehen übertragen zu werden. Von den Eltern werden die neuen Eigenschaften durch Thätigkeit, durch Anpassung an functionelle und andere Reize erworben und bilden den biologischen Vermögenszuwachs zu dem ihnen selbst durch Vererbung Ueberkommenen, welchen sie als ihren Erwerb den Nachkommen überlassen. Ererbt sind also nun diejenigen Bildungen, welche auf die Kinder von selber übertragen werden, ohne functionelle Thätigkeit, ohne Mitwirkung gestaltender Reize.

Da aber, wie erwähnt, viele Muskeln im Embryo fungiren, so werden die davon abhängigen Theile, die Sehnen, die Skelettheile, Gelenkkapseln, Bänder und Fascien der Thätigkeit unterworfen und daher gezwungen, die abhängigen Eigenschaften auszubilden; und wenn die Anlage der Muskeln durch pathologische Einwirkung gestört ward, so wird Niemand erwarten, die Sehnen, Fascien, Knochen etc. in normaler Weise entwickelt vorzufinden, was denn nach Alessandrini und E. H. Weber auch dem thatsächlichen Verhalten entspricht. Diese[1]) fanden an Missbildungen, dass beim Fehlen der Anlage des Rückenmarks im entsprechenden Nervenbezirk mit den Nerven auch die Muskeln fehlten und dass die zugehörigen Knochen und Gelenke abnorm gebildet, letztere zum Theil steif waren. Sehnen und Sehnenhäute fand Weber zwar vorhanden, aber ob sie vollständig normal waren, berichtet er nicht, und es erscheint

[1]) S. Archiv für Anatomie u. Physiologie. 1851. p. 547 ff.

sehr unwahrscheinlich. War dagegen das Rückenmark ursprünglich angelegt, aber im späteren Embryonalleben durch Krankheit zerstört (Spina bifida), so fanden sich die Theile des Bewegungsapparates anscheinend vollkommen normal, und es muss danach weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu entscheiden, wie weit active embryonale Function der Muskeln oder blosser Tonus derselben zur normalen Ausbildung ihres Stützapparates nöthig ist.

Ebenso fand G. Joessel[1] beim Fehlen der Sehne des langen Kopfes des Biceps auch den Sulcus intertubercularis, in welchem sie verläuft, nur schwach ausgebildet und die Synovialkapsel war nicht in diesen Sulcus ausgestülpt: eine Angabe, welche ich aus eigner mehrfacher Beobachtung bestätigen kann. Mit der Abhängigkeit der Ausbildung der passiv fungirenden Theile von embryonaler Functionirung der activen stimmen ferner überein die Resultate der Untersuchungen von Heiberg[2], welcher fand, dass die Gelenkkapseln des Neugeborenen noch stärker und straffer an den Beuge- und Streckseiten sind, als beim Erwachsenen, dass die accessorischen Bänder schwächer sind oder noch ganz fehlen, und ferner hier nicht weiter aufzuzählende Merkmale.

Aug. Förster[3] beschreibt eine Orbita (Augenhöhle), in welcher kein Auge war; aber sie war auch nicht normal, sondern enger, als die Orbita mit Auge.

Aus diesen Beispielen scheint hervorzugehen, dass die Gebilde der Stützsubstanzen zwar selbständig angelegt, aber nur unter Mitwirkung der von ihnen gestützten Theile, also unter dem Einflusse der Function ihre normale Ausbildung erlangen.

Beispiele anderer, vielleicht aber auch functioneller, Ab-

---

1) Zeitschr. f. Anatomie von His u. Braune. 1877. Bd. II. p. 143.
2) Schmidt's Jahrbücher. 1879. Bd. 182. Nr. 2.
3) Die Missbildungen des Menschen. II. Aufl. Tafel VIII. Fig. 9.

hängigkeit sind folgende: Wenn von einem Muskel im Embryo ein Theil der Fasern aberrirt, so variiren in der entsprechenden Weise zugleich auch die zugehörigen Nerven, Blutgefässe und Sehnenfasern. Wenn man nach J. Carrière[1] einer Schnecke das Fühlerganglion zugleich mit dem Fühler und dem Auge wegschneidet, so wächst kein neues Auge wieder, während es ausserdem in der vollkommensten Weise geschieht.

Aus dem Vorstehenden folgt also nicht, dass die passiv fungirenden Theile, die Stütz-Substanzen, in absoluter Abhängigkeit von den activen Theilen entstünden. Es scheint mir vielmehr nicht unmöglich, dass auch gelegentlich das Verhältniss sich umkehren kann, dass z. B. eine ursprünglich durch embryonale Variation erworbene und von der Auslese gezüchtete Veränderung der Knochen, welche zu einer Aenderung des Gebrauches der Extremität und somit zu entsprechender Umgestaltung der Muskeln durch functionelle Anpassung Veranlassung gegeben hat, auch im Embryo wiederum primär entstehen und erst secundär zur Ausbildung der nöthigen Muskelformen führen werde.

Das Gleiche gilt von den Blutgefässen. Auch sie müssen, wie erwähnt, immer schon fungiren, und wenn das Organ, zu welchem sie gehören, z. B. eine Niere, fehlt, so bleiben die Blutgefässe nicht erhalten, bilden sich nicht etwa normal weiter aus in der gleichen Weise, als wenn die Niere vorhanden wäre. Sie sind abhängige Bildungen, welche durch functionelle Anpassung im Embryo ihre normale Grösse und Gestalt erhalten, nicht aber zufolge fester Vererbungen selbständig sich entwickeln und ausbilden. Es kann nicht als dagegen sprechend angesehen werden, dass gelegentlich auch die Blutgefässe selbständig wachsen und Geschwülste bilden wie die Teleangiome (rothe

[1] J. Carrière, Ueber die Regeneration bei den Landpulmonaten. 1880.

Muttermäler und cavernösen Angiome (venöse Blutgefässgeschwülste). Denn wir kennen für diese Theile ebensowenig einen sicheren Grund, wie für alle anderen, welcher sie zu besonderem Wachsthum anzuregen vermag, als welcher dies zu verhindern vermöchte, und zeigen doch gerade die nach dem Erwähnten bei der Gestaltbildung abhängigen Theile, die Binde- oder Stützsubstanzen, Knochen, Knorpel und Bindegewebe, am häufigsten Geschwulstbildungen, während die activ thätigen Ganglienzellen, Nerven und Muskeln nur selten dazu kommen, wahrscheinlich weil sie, wie später erörtert werden wird, zu rasch und zu vollkommen unter die Herrschaft der functionellen Reize gelangen, so dass sie ohne diese letzteren nicht leben, also auch nicht wachsen und Geschwülste bilden können.

Also nur diejenigen Bildungen, welche *ohne* Einwirkung oder Mitwirkung, oder nur *soweit sie ohne* solche Einwirkung gestaltender functioneller Reize im Embryo entstehen, sind als direkt vererbte zu bezeichnen.

Wenn wir einer erwachsenen Schnecke die Augen abschneiden, so wachsen sie wieder, auch wenn die Schnecke im Dunkeln gehalten wird. Die Neubildung des Auges ist also ein embryonales Geschehen, welches sich hier am Erwachsenen vollzieht, denn der Akt des Abschneidens kann nicht als wirkliche Ursache der Bildung eines Auges angesehen werden, sondern blos als Gelegenheitsursache. Die Gestaltung des Auges erfolgt ohne äussere Ursache zufolge innerer Eigenschaften der Theile. Der Fühler hat also ausser seiner Qualification als Träger noch die embryonalen Eigenschaften zur Bildung eines Auges bewahrt. Die Zellen oder blos bestimmte Zellen dieser Thiere enthalten vielleicht, sei es etwa in ihrem Kerne oder in der Umgebung desselben, noch wirkliche, nicht modificirte Reste embryonaler Substanz, welche dann bei Defecten Gelegenheit erhält, ihre bildnerischen Eigenschaften zu bethätigen.

Wir werden nach dem Gesagten fernerhin blos das, was rein aus inneren Ursachen ohne jede ausserhalb des Theiles selber gelegene differenzirende Einwirkung formal oder chemisch sich differenzirt oder auch nur grösser wird, als vererbt oder embryonal bezeichnen. Also was aus eigener Kraft wächst und sich differenzirt, schon das, was aus eigener Kraft die Fähigkeit hat, mehr Nahrung anzuziehen und sich zu assimiliren, als es verbraucht, also aus eigener Kraft zu wachsen, ist embryonal im Gegensatze zu der Vergrösserung der normalen Organe des Erwachsenen, welche letzteren, wie wir in späteren Kapiteln darzulegen beabsichtigen, blos unter Einwirkung der functionellen oder anderer Reize zu weiterem Wachsthum angeregt werden können: eventuell auch, wie vielleicht die Bindesubstanzen, schon wenn ihnen durch Reizeinwirkung nur mehr Blut zugeführt wird, sich zu vergrössern vermögen.

Die Consequenzen, die sich aus dieser Auffassung ergeben, werden weiter unten ausführlich dargelegt und begründet werden. Hier wollen wir rückwärts schreitend die Entwickelung des Vererbten und dann das Wesen der Vererbung selber etwas discutiren, so viel oder richtiger so wenig es uns mit den Kenntnissen unserer Zeit förderlich erscheint.

Die Vorbedingungen der Entwickelung sind von den wesentlichen Eigenschaften des Organischen der Stoffwechsel und die Gestaltung aus chemischen Processen. Beide sind uns unverständlich, am vollkommensten indessen das letztere Geschehen.

Das Wesen des Stoffwechsels besteht darin, dass im Verlaufe der Processe, welche die Organismen darstellen, die den Process vollziehenden Bestandtheile in ihrer chemischen Anordnung verändert werden, so dass sie zu weiterem Fortgange des Processes untauglich sind und abgeschieden werden müssen.

während gleichzeitig die Fähigkeit entwickelt wird, dafür aus der Umgebung im Bereich der Molecularattraction befindliche, different gruppirte Theile anzuziehen und in sich Gleiches umzugruppiren. Letzterer Vorgang heisst Assimilation, ersterer Dissimilation (Hering). Die Fähigkeit der Dissimilation hat nichts Wunderbares, da sie in den anorganischen Processen fortwährend uns entgegen tritt. Dagegen ist die Assimilation weniger verständlich. Sie ist zu vergleichen der Ausbildung der Recruten bei einem Regimente: immer werden neue Mannschaften durch die Unterofficiere eingeschult, »assimilirt«, und dies geschieht in den Regimentern jeder Waffengattung in anderer Weise. Und immer scheiden wieder alte oder getödtete aus dem Verbande aus. Als Ganzes betrachtet, wechselt fortwährend das Material, die Insubstantiirung und das Bleibende ist blos das Regiment als Abstractum, vertreten durch seine Statuten. Ebenso wie in einer Schule dem Regulativ gemäss im Laufe der Zeit durch ganz verschiedene Directoren und Lehrer den Schülern das Gleiche gelehrt wird; und immer ist dabei die Zahl der Lehrer, der Assimilatoren, eine relativ geringe gegen die Zahl der Schüler, der Assimilanden.

Bei der Entwickelung des Embryo ist es aber doch anders. Hier kommt zur Assimilation ein neuer Factor hinzu. Sehr wenige Lehrer, die Bestandtheile des befruchteten Eies, nehmen viele neue Bestandtheile von aussen auf und assimiliren sie. Aber das Neue, das Wunderbare ist nun, dass die Lehrer sich dabei weiter verändern und die Schüler ebenfalls. Die Statuten sind also keine festen, sondern für jede folgende Zeit andere für Lehrer und Schüler. Ob nun den Statuten zuerst die Lehrer folgen und diese blos immer die Schüler assimiliren oder ob die Statuten auf Lehrer und Schüler zugleich fortbildend wirken, wissen wir nicht. Es ist eine Wanderung wie durch Elementarschule, Volksschule, Gymnasium, Universität nach einander, aber

mit der Besonderheit, dass die Schüler immer gleich zu Lehrern werden, dann in der nächst höheren Schule als Schüler eintreten, daselbst assimilirt, lehren und zur nächst höheren Schule als Schüler übergehen. Der Lehrer ist hier dem Schüler wohl immer nur um ein weniges voraus. Im Ganzen dasselbe findet bei unseren Schulen auch statt, aber das Räthsel in der Entwicklung des Eies ist, wodurch und wie sich aus den ursprünglichen Statuten der Elementarschule von selber nach einander die der Volksschule, des Gymnasiums und der Universität entwickeln. Ganz abgesehen von der Frage, wie die Einwirkung der Statuten auf die Lehrer stattfindet, indem wir annehmen, dass die Materie des Eies in ihrer chemischen Constitution bereits die geschulten Lehrer der Elementarschule darstellt.

Es ist aber klar und selbstverständlich, dass es keine einfachen Elementarlehrer sein können, wenn sie die Fähigkeit haben, sich von selber zu Gymnasiallehrern weiter zu entwickeln und ihre Schüler bereits in der nächsten Zeit ebenfalls zu Gymnasiallehrern vorzubereiten und diese letzteren nun sich selber zu Universitätslehrern auszubilden. Es wird von Anfang an wohl der Elementarunterricht anders gelehrt werden, er wird schon etwas von dem geläuterten Geiste des Gymnasiums an sich tragen, etwa als wenn ein Gymnasiallehrer den Elementarunterricht giebt, und die Fähigkeit der weiteren Entwicklung muss potentia schon vorhanden sein. Diese nothwendige Verschiedenheit von vorn herein ist es, welche His und Andere dem biogenetischen Grundgesetze von Fritz Müller und Häckel mit Recht entgegenhalten. Unmöglich kann, wie His hervorhebt, ein Ei, welches die chemischen Bestandtheile zur späteren Entwickelung eines Menschen in sich trägt, in irgend einem Stadium wirklich gleich sein einem Ei, welches zur Entwicklung eines Vogels oder Amphibium fähig ist. Diese nothwendige chemische Differenz kann nicht eine Zeit vollkommen

wirkungslos sein und sie wird nicht blos zu Abkürzungen der Vererbung, sondern zu wirklichen Abweichungen führen müssen. Da aus dem chemischen Geschehen sich erst das morphologische ableitet, so werden auch diese chemischen Differenzen sich morphologisch in früherer Zeit schon irgendwie, sei es für uns erkennbar oder nicht erkennbar, geltend machen müssen, ganz abgesehen von den allseitig anerkannten speciellen Anpassungen an die Geschlechtsorgane der Mutter.

Das biogenetische Grundgesetz in der Fassung, dass die embryonale Entwicklung eine, wenn auch in mancher Beziehung abgekürzte Wiederholung der Stammesgeschichte der Vorfahren sei, ist also principiell falsch, ebenso principiell falsch, wie auch das Newton'sche Gravitationsgesetz, das Mariotte'sche Gesetz wie das Fallgesetz in Wirklichkeit falsch sind. Ersteres wäre blos richtig, wenn die Massen der gegen einander gravitirenden Körper beiderseitig blos in einem Punkte vereinigt wären: das zweite wäre blos richtig, wenn die Molekel selber keinen Raum einnähmen, und wer hat drittens je einen geworfenen Stein nach dem Fallgesetz fallen sehen, ihn je eine wirkliche Parabel beschreiben sehen? Niemand! Und trotzdem wird es immer in der Schule und mit Recht gelehrt werden. Die analytische Betrachtung berechtigt, nöthigt uns dazu. Die Eine Componente des Luftwiderstandes weggedacht, ist das Gesetz richtig, aber beim wirklichen Geschehen wirkt sie stets alterirend mit. Je kräftiger die ändernde Componente wirkt, um so mehr wird die Wirkung der anderen beeinträchtigt und schwerer erkennbar gemacht sein. Trotzdem aber nöthigt uns das Bestreben nach Verständniss der zusammengesetzten wechselnden Erscheinungen, analytisch zu verfahren und die einzelnen Componenten aufzusuchen und gegen einander abzuwägen. An der geworfenen Flaumfeder wird man auch bei sogenannter Windstille nichts mehr von einer Parabelbewegung beobachten: trotzdem ist ihr

zu Anfang die Tendenz einer solchen Bewegung mitgetheilt worden und die Parabel würde sich aus der zickzackförmigen Falllinie rein herausconstruiren lassen, wenn man den Widerstand der bewegten Luft genau abzuziehen vermöchte.

Eine solche gestaltende Componente der Entwicklungsgeschichte bezeichnet nun das biogenetische Grundgesetz, denn die Entwickelung der Organismen ist nicht blos eine Hervorbildung des Complicirten aus dem Einfachen auf dem geraden Wege, sondern es kommen Umwege dabei vor, und mancher gethane Schritt muss wieder zurückgethan werden. Wir erinnern nur an die bekannten Beispiele der Kiemenspalten und Kiemenarterien, welche nachträglich wieder zuwachsen müssen, ebenso an die Chorda dorsalis und an die durchaus überflüssigen functionslosen Gebilde, den Hirnanhang Hypophysis, und die Zirbeldrüse. Mit dem Range einer solchen wichtigen, formgebenden Componente wird das Gesetz seine dauernde Berechtigung haben. Die Grösse seiner erkennbaren Wirkung aber muss für jedes Stadium der Entwickelungsgeschichte, für jedes Organ und für jede Thierklasse und Species besonders festgestellt werden.

Schliesslich sei es gestattet, noch einiges Theoretische über den Grad der Vererbung, über die Verschiedenheit in der Uebertragung elterlicher Eigenschaften auf das Ei, respective auf den Samen zu sagen. Die Geschlechtszellen, also die ersten Fortpflanzungsproducte, sondern sich nach C. Grobben[1] und M. Nussbaum[2] schon vor der Bildung der Keimblätter in dem angelegten neuen Individuum ab. Dies weist auf eine gewiss hochgradige Selbständigkeit derselben hin, und da sie schon so früh von ihrem Vater sich absondern, ehe dieser nur selber zu irgend etwas differenzirt ist, so beweist das, dass

[1] Arbeiten aus dem zoolog. Institut in Wien. Bd. II.
[2] Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 18.

sie die Erbschaft ihrer Vorfahren sehr bald potentia als eine Anweisung erhalten, ehe ihr Vater nur selber im Stande gewesen ist, die seine in Specialbesitz, in Einzelbildungen umzusetzen.

Trotzdem aber bleibt dieses früh von dem Vater, respective von der Mutter gesonderte Wesen doch in Abhängigkeit und in Verkehr mit ihnen, denn es muss sich nähren, vergrössern, vermehren, und dazu erhält es die Nahrung vom Vater durch chemischen Stoffverkehr, und durch diesen kann es nun auch in seiner Natur beeinflusst werden. Demnach muss es am wahrscheinlichsten sein, dass die chemischen Differenzirungen, die chemischen Alterationen der Eltern sich am leichtesten auf die Nachkommen übertragen, leichter voraussichtlich, als blos formale Veränderungen, wie etwa stärkere Ausbildung dieser oder jener Muskelgruppe. Weil wir die geistigen Eigenschaften, die Temperamente, chemischen Alterationen, nicht morphologischen zuschreiben müssen, so ist die hochgradige Erblichkeit derselben verständlich und in gleicher Weise die hochgradige Vererblichkeit der Instincte und der Geisteskrankheiten. So ist es auch denkbar, dass chemische Alterationen der anderen Theile, etwa thatkräftigere chemische Constitutionen der Muskeln oder der Drüsen, welche durch geeignete Nahrung erworben worden sind, sich leichter auf das Kind übertragen.

Ob aber etwa Theile mit stärkerem Stoffwechsel, wie die Muskeln, Ganglienzellen, Drüsen, deren Nahrungsbestandtheile also vielleicht auch in grösserer Menge im Blute befindlich sind oder leichter diffundiren, chemische Alterationen leichter übertragen, als die Theile mit geringerem Stoffwechsel, wie die Stützsubstanzen, ist nicht bekannt. Eine analytische Untersuchung hätte jedenfalls aber darauf zu achten, neben der hauptsächlichen Beobachtung des Unterschiedes der Vererblichkeit erworbener formaler und erworbener qualitativer Charaktere.

Die geringere Vererbbarkeit später im Leben erworbener Eigenschaften als früherer, schon im Embryonalleben erworbener, angeborener könnte danach beruhen theils auf einer immer mehr zunehmenden Selbständigkeit des Lebens der Geschlechtszellen, welche sich trotz der nöthigen grossen Nahrungszufuhr in electiven Eigenschaften bewähren kann, andererseits aber darauf, dass im Embryo oder im jugendlichen Körper ändernde Einflüsse leichter nicht blos lokal-formal bleiben, sondern man möchte sagen, leichter chemisch werden. Alle Gestaltung ist doch durch chemische Verhältnisse bedingt, so z. B. die Gestaltung des Oberarmes und seiner Muskeln, obgleich sie jedenfalls nicht anders zusammengesetzt sind, als die des Oberschenkels. So könnte vielleicht auch eine formale Veränderung, durch äussere Einwirkung auf den Embryo oder auf das geborene Individuum hervorgebracht, leichter eine chemische Veränderung bedingen und als solche sich leichter auf den Samen übertragen. Die Leichtigkeit der Uebertragung chemischer Aenderungen auf die Geschlechtsproducte ist am bekanntesten durch die Uebertragbarkeit der Infectionskrankheiten, z. B. Blattern, Syphilis, auf den Foetus oder auf den Samen; und bekanntlich kann nach v. Rosen, J. Hutchinson, E. Fränkel u. A. die Syphilis vom Vater allein auf das Kind übertragen werden, ohne dass die Mutter erkrankt.

Durch die Zurückführung erworbener Formänderungen auf chemische Aenderungen und durch deren leichtere Uebertragbarkeit auf den Samen und auf das Ei in dem chemischen Stoffwechsel, welcher zwischen ihnen und dem Vater resp. der Mutter stattfindet, wird das Problem der Vererbung als solches aufgehoben und die Erscheinung auf ein allgemeineres Problem, das der Gestaltung aus chemischen Processen, welches die Grundlage der ganzen Biologie ist, zurückgeführt. Neben diesem Probleme bleibt dann noch das

speciellere **Problem der successiven chemischen Aenderung im Ei, der chemischen Entwickelung des Eies**, aus welchem sich dann die successive formale Entwickelung nach dem ersten Principe von selber ableitet.

**Das Zeitliche der Vererbung** ist noch mit einem Blicke zu berücksichtigen: zwar nicht in der Hoffnung, dass vielleicht die primären, direct vererbbaren Charaktere erkennbar früher auftreten sollten, als die von ihnen erst in Abhängigkeit entstehenden secundären, denn die Fühlung in allem Organischen ist eine sehr feine und das Primäre ist dem Secundären meist nur um ein Zeit- und Raumdifferential voraus, so dass sie für unsere Blicke leider fast immer als gleichzeitig erscheinen und die Feststellung eines causalen Zusammenhanges blos experimentell durch Aenderungen einer Componente erforscht werden kann. Nicht also in solcher Hoffnung gedenken wir am Schlusse dieses für seinen nothwendig dürftigen Inhalt überflüssig langen Capitels der zeitlichen Verhältnisse der Vererbung, sondern um für die Vererbung erworbener Eigenschaften eine gerechtere Beurtheilung zu erwirken.

Wer als vererbte eigentlich blos die angeborenen Charaktere betrachtete, konnte natürlich functionell erworbene Anpassungen der Eltern nicht als vererbbar constatiren; denn es trat allerdings nicht ein, dass die im zwanzigsten Lebensjahre des Vaters erworbenen Eigenschaften sogleich bis in die embryonale Zeit zurückrückten. Bekanntlich findet dieses Zurückrücken erworbener Eigenschaften ins Embryonalleben nur sehr langsam statt, und es ist daher selbstverständlich, dass die erst im höheren Alter erworbenen Eigenschaften auch nur wenig früher durch Vererbung bei den Nachkommen auftreten werden, wie es selbstverständlich ist, dass die embryonal erworbenen Variationen auch gleich wieder im Embryonalleben der Nachkommen zum Vorschein kommen. In Folge dieses langsamen

Zurückrückens müssen viele Generationen vergehen, ehe eine im Mannesalter erworbene Eigenschaft schon in früheren Jugendstadien auftritt. Daher kann bei der wechselnden Beschäftigung der Menschen sehr leicht eine vererbte Eigenschaft, ehe sie noch offenbar geworden ist, durch andere Lebensweise des Nachkommen wieder aufgehoben werden, so dass ihre Vererbung gar nicht erkennbar zu Tage tritt.

Das sind wohl die Gründe, warum zur erkennbaren Vererbung sogenannter erworbener Veränderungen viele Generationen hindurch dauernde Einwirkung der umgestaltenden Ursache erforderlich ist, einmal, um die Eigenschaft mehr zu befestigen, andererseits, um sie in früheren Stadien des Lebens auftreten zu lassen.

Es scheint mir ferner eine berechtigte Auffassung zu sein, welche Darwin in einem trefflichen Beispiele ausspricht, ohne indessen das Princip zu entwickeln, indem er erwähnt, dass mit dem zunehmenden Alter die Handschrift des Menschen manchmal mehr Aehnlichkeit mit der des Vaters erlange. Dem liegt der Gedanke zu Grunde, dass vererbte erworbene Eigenthümlichkeiten der Vorfahren, statt nach der Jugend zurückzurücken, durch die ändernden Einflüsse der Aussenwelt auf die bildsame, anpassungsfähige Jugend unterdrückt werden können und erst im reiferen Alter, wenn einmal diese Wechselwirkung mit der Aussenwelt eine geringere geworden ist, mehr und mehr hervortreten. Ich glaube dem entsprechend beobachtet zu haben, dass beim Manne die Familiencharaktere, besonders die geistigen, manchmal erst im späteren Alter mehr und mehr sich ausbilden und zum Vorschein kommen, nachdem sie in der Jugend durch Erziehung ausserhalb der Familie unterdrückt worden waren.

# II.

## Der Kampf der Theile im Organismus.

### A. Begründung.

Wohl Manchem mag die Aufschrift dieses Capitels und des Buches befremdlich erscheinen, da sie andeutet, dass in dem thierischen Organismus, in welchem alles so vorzüglich geordnet ist, in dem die verschiedensten Theile so trefflich ineinander greifen und zu einem hochvollendeten Ganzen zusammenwirken, dass darinnen ein Kampf unter den Theilen stattfinde, also an einem Orte, wo alles nach festen Gesetzen sich vollzieht, ein Widerstreit des Einzelnen existire. Und wie könnte ein Ganzes bestehen, dessen Theile unter einander uneins sind?

Und doch ist es so. Es geht im Organismus, wie sich zeigen wird, nicht alles friedlich neben einander und mit einander hin, weder im Stadium der Gesundheit und noch weniger in dem der Krankheit. Für letzteren Fall ist zwar die Vorstellung einer inneren Uneinigkeit der Theile geläufig, aber die deletären Wirkungen derselben haben wir auch täglich vor Augen.

Wie aber soll das Gute, das Dauernde aus dem Streite, aus dem Kampfe hervorgehen? So fragt vielleicht noch einmal ein durch die Arbeit der letzten Decennien nicht von der allgemeinen Wahrheit Ueberzeugter, dass alles Gute nur aus dem Kampfe entspringt.

»Der Streit ist der Vater der Dinge«, sagt Heraklit, und die Folgerungen, welche Empedocles, Darwin und Wallace aus diesem Principe abgeleitet haben, sind bekannt und im vorigen Capitel besprochen. Wie dort der Kampf der Ganzen zum Uebrigbleiben des Besten führte, so kann er es wohl auch unter den Theilen gethan haben und noch thun, wenn Gelegenheit zu einer derartigen Wechselwirkung der Theile im Innern gegeben ist. Kann der Staat nicht bestehen, wenn die Staatsbürger allenthalben unter einander wetteifern und blos die Tüchtigsten zu allgemeinerem Einfluss auf das Geschehen gelangen? Ist nun aber im Organismus Gelegenheit zu einer derartigen Wechselwirkung der Theile gegeben? Das ist die Frage, von welcher in erster Instanz alles abhängen muss.

Zunächst ist zur Beantwortung derselben zu erwähnen, dass selbst in den höchsten Organismen die Centralisation zum Ganzen gar nicht eine so vollkommene, wie man sie sich noch oft vorstellt, nicht derartig ist, dass alle Theile nur in dem Organismus, welchem sie angehören, und nur an der Stelle ihres normalen Sitzes bestehen könnten und somit, vollkommen in Abhängigkeit, nur als Theile des Ganzen in fest normirter Weise zu leben vermöchten.

Virchow hat schon vor fast dreissig Jahren[1]) auf die Selbstständigkeit der Zellen hingewiesen, und die Transplantationsfähigkeit von Zellen des einen Organismus auf den anderen und von einer Stelle desselben Organismus auf eine andere dafür angeführt. Gegenwärtig sind wir im Stande, Theile der Oberhaut (Epidermis), ganze Stücke der vollständigen Haut mit Drüsen und Haaren, ferner der Knochenhaut, der Hornhaut des Auges und einzelne Haare von einem Individuum vollkommen losgelöst auf das andere zu übertragen, so dass sie eine Zeit

[1]) Virchow's Archiv f. patholog. Anat. u. Physiol. Bd. IV. 1852. p. 378.

lang oder dauernd leben bleiben und eventuell weiter wachsen. Aber viel grösser ist bekanntlich diese Fähigkeit bei denjenigen Organismen, welche dem Vorgange den Namen gegeben haben, bei den Pflanzen, wo ganze Organcomplexe, Knospen, übertragbar sind und ein abgeschnittener Zweig sich zu einem selbständigen Stock entwickelt.

Virchow[1] spricht danach folgendes Urtheil aus:

»Wenn es möglich ist, aus dem Verbande des menschlichen Körpers gewisse Elemente oder Gruppen von Elementen zu trennen, ohne dass sie aufhören, Lebenseigenschaften zu äussern und sich zu erhalten, so folgt daraus, dass jener Verband nicht in dem hergebrachten Sinne ein einheitlicher, sondern vielmehr ein gesellschaftlicher oder genauer ein genossenschaftlicher (socialer) ist. Aus demselben können Elemente oder Elementargruppen ausscheiden, ohne dass der Bestand der Genossenschaft vernichtet wird: ja der Eintritt kann sogar die Wirkung haben, die Genossenschaft aufzubessern und zu stärken.«

Ausser diesem Beweise, dass viele Theile nicht in absoluter Abhängigkeit von dem Ganzen stehen, spricht sich eine gewisse individuelle Freiheit derselben schon in der embryonalen Entwickelung dadurch aus, dass die vererbten Formenbildungen nicht durch eine vererbte Normirung der Leistungen jeder einzelnen Zelle, sondern blos nach allgemeinen Normen für die Grösse, Gestalt, Structur und Leistung jedes Organes hergestellt werden, so dass für die Einzelausführung, für den Aufbau aus den einzelnen Zellen ein gewisser Spielraum bleibt, innerhalb dessen sich das Geschehen gegenseitig selber regulirt.

Dies erkennen wir aus der Ungleichheit der Theile jedes Organes. Keine Leberzelle gleicht vollkommen in Grösse und Gestalt der andern, und doch fügen sie sich alle zu dem nach

[1]) l. c. Bd. 79. p. 186.

einem bestimmten Typus gebauten leistungsfähigen Organe zusammen. Unmöglich kann durch die Vererbung von vornherein bestimmt sein, dass die hundertste oder eine andere Leberzelle genau diese von allen anderen etwas abweichende Grösse und Gestalt haben und unter diesem Winkel, welcher für jede etwas verschieden ist, sich mit den vorhergebildeten und nachfolgenden Zellen verbindet, sondern die nachfolgende Zelle fügt sich nach ihrer Individualität an die vorhergehende an, dabei blos bestimmt durch die in ihrer vererbten Qualität liegenden Bedürfnisse einer gewissen Berührung mit der Capillare, mit Nachbarzellen etc. im Uebrigen aber frei.

Das embryonale Geschehen findet offenbar statt wie die Ausführung von Submissionsarbeiten, z. B. eines Baues, für welchen Material, Grösse, Gestalt, innere Einrichtung und dieses blos, soweit sie durch die beabsichtigte Verwendung, also durch die Function des Hauses bestimmt werden, normirt wird. Dagegen ist vieles in der Einzelausführung, z. B. die Lagerung der einzelnen Steine, und wenn sie Natursteine, also ungleich sind, ihre Zusammenfügung dem Unternehmer und seinen Gehülfen frei überlassen, wenn sie nur so geschieht, dass sie die bedungene Function zu verrichten vermögen. So wird denn ein Stein nach dem anderen eingefügt und der nachfolgende dem vorhergehenden in Lage, Grösse und Gestalt angepasst, oder eventuell auch einmal umgekehrt kommt es vor, dass der nachfolgende, wenn er gross genug ist, die vorhergehenden zwingt, sich ihm anzupassen.

Aber durch all' das entsteht noch kein Kampf, keine zur Bevorzugung des geeigneteren führende Wechselwirkung der Theile. Diese ergiebt sich erst, wenn wir die vitalen Eigenschaften des Organischen zur Geltung kommen lassen.

Beim Organischen sind die Bausteine nicht vorher alle fertig gemacht und werden dann blos nacheinander zusammen-

gefügt, sondern hier sind die nachfolgenden immer die Producte, die Nachkommen der vorherigen. Sofern nun die schon anwesenden nicht alle einander gleich sind, sondern das eine, durch irgend eine besondere Eigenschaft begünstigt, mehr zu produciren vermag als das andere, so wird dieses mehr Nachkommen hervorbringen, einen grösseren Antheil an dem Baue haben als das andere, und indem seine Nachkommen die günstige Eigenschaft von ihm ererbt haben, wird die schon grössere Zahl derselben wiederum im Stande sein, sich in hervorragenderer Weise durch Vermehrung am Aufbaue des Ganzen zu betheiligen.

Ist das Individuum schon erwachsen, handelt es sich also blos um die physiologische Regeneration, so kann dabei ganz das Gleiche stattfinden: denn sobald eine Zelle im Absterben ist, wird von den Nachbarzellen diejenige, welche zufolge ihrer chemischen Natur am kräftigsten ist, am meisten zur Vermehrung tendirt, die abgeschiedene ersetzen, und da deren Nachkommenschaft wiederum kräftiger sein wird, so wird bei Wiederholung der Gelegenheit dieselbe allmählich in immer weitere Kreise dringen.

Ein solcher Kampf ist aber, wie sich aus unserer Annahme ergiebt, nur möglich, wenn die Theile nicht vollkommen gleich unter einander sind, sich also nicht fortwährend das Gleichgewicht zu halten vermögen. Bei absoluter Gleichheit aller gleich fungirenden Theile müsste auch der Antheil aller am Aufbau des Organismus oder an der Regeneration desselben der gleiche sein und nur äussere begünstigende Momente, wie günstigere Lage zu einem Blutgefässe etc., könnten eine Bevorzugung hervorbringen, welche aber nur gering und vorübergehend wäre, da sie nicht auf die Nachkommen übertragbar ist. Uebertrüge sie sich aber auf die Nachkommen, so wäre das ein Beweis, dass sie in der Natur der mütterlichen

Zelle begründet, also eine innere, keine äussere Begünstigung war.

Die Ungleichheit der Theile wird also die Grundlage des Kampfes der Theile sein müssen: aus ihr ergiebt sich der Kampf von selber infolge des Wachsthums und, wie wir hier gleich hinzufügen wollen, auch schon einfach infolge des Stoffwechsels. Denn, da alle Theile sich im Stoffwechsel verzehren, so werden sie zur Erhaltung und zur Production sich ernähren müssen, und dabei werden diejenigen Theile, welche mit der vorhandenen Nahrung oder aus sonst einem Grunde weniger gut, d. h. weniger rasch und weniger vollkommen sich zu regeneriren vermögen, bald in erheblichen Nachtheil gegen andere günstiger angelegte kommen.

Aber die Voraussetzung des Ganzen, die Ungleichheit der Theile von vornherein, ist sie vorhanden? Ist sie nicht eine willkürliche Annahme? So wird heutzutage, wo wir uns gewöhnt haben, auf alle Verschiedenheiten selbst des scheinbar ganz Gleichartigen zu achten, nur noch der Laie fragen, der vielleicht einen Blick in diese Schrift wirft. Jeder Naturkundige weiss, dass nie dasselbe Geschehen unverändert längere Zeit fortbesteht, nie in vollkommen gleicher Weise wiederkehrt, dass alles in fortwährendem Wechsel ist, das Anorganische wie das Organische.

Wie schwer ist es und was für besonderer Vorkehrungen bedarf es, um nur relativ einfaches Geschehen gleichmässig zu erhalten, z. B. eine gleichmässige Glasmischung zu dem Objectiv eines grösseren astronomischen Fernrohres herzustellen; wie theuer müssen wir jede Gleichmässigkeit bezahlen in allen Producten unserer Industrie, seien es gleichmässige Stoffe oder Färbungen, oder eine gleichmässige Theilung oder Dicke oder Oberfläche etc., kurz jede Gleichmässigkeit auf einen grösseren

Raum oder in der Wiederholung an mehreren Gegenständen, weil es so schwer ist, etwas constant zu erhalten; denn alles, selbst die metallenen Maschinen werden fortwährend verändert, sei es durch Wärme oder Abnutzung oder sonst etwas. Nichts ist absolut constant zu erhalten, denn alles ist in fortwährendem Wechsel und alles beeinflusst sich gegenseitig. Immer erfüllen die lebendigen Kräfte, sei es in Form von Massenbewegung oder von Molekularbewegung als Wärme, Licht, Electricität den Raum und wirken verändernd aufeinander und auf das Material der Spannkräfte. Nichts steht isolirt in der Welt da, am wenigsten aber der Organismus, der fortwährend von der Aussenwelt Stoffe aufnehmen und umsetzen muss. Je complicirter das Geschehen, um so schwerer die Constanterhaltung. Gleichen schon nie zwei Krystalle in allen Eigenschaften vollkommen einander, um wie viel weniger zwei Organismen.

Nicht die Jungen Eines Wurfes, nicht die Theile Eines Organes, nicht die Zellen desselben Gewebes gleichen einander, sind mit einander identisch in Form und Qualität. Das äussert sich schon sehr nützlich darin, da sie nicht alle zugleich in denselben Perioden ihres Lebens sich befinden, denn sonst würden sie beim physiologischen Tode alle zugleich absterben und durch den Ausfall des betreffenden Organes der Organismus vernichtet werden.

Zwar ist jetzt der Organismus regulirt, dass er trotz des Wechsels der äusseren Bedingungen und der unendlichen Complication des eigenen Innern sich annähernd constant erhält, aber die Constanz ist doch nur eine annähernde, blos für flüchtige Betrachtung vorhandene; und die steten Veränderungen lassen sich, wie Darwin uns gelehrt hat, zu recht erheblichen Graden summiren. Auf niederer Stufe des organischen Lebens ist die Variabilität noch grösser und sie muss früher, ehe auch für diese Organismen ein gewisses sich in's Gleichgewicht

setzen mit der Umgebung eingetreten, und die regulatorischen Fähigkeiten so ausgebildet waren, noch viel grösser gewesen sein.

So ist denn schon jedes Samenthierchen und jedes Ei vom andern unterschieden und, da es das Wesen der Entwickelung ist, aus dem Gleichartigen das Ungleichartige, aus dem Einfachen das Complicirte hervorzubilden, so liegt es dabei besonders nahe, dass durch alterirende äussere Einwirkungen diese Bildungen differenter Qualitäten und Formen etwas abgelenkt und so immer neue Verschiedenheiten unter den Theilen des Organismus hervorgebracht werden.

Durch diese Ungleichartigkeiten, welche durch den Wechsel der Bedingungen fortwährend nicht blos an den Ganzen, sondern auch an den Theilen hervorgebracht werden, war es von vornherein unmöglich, dass Vererbungsgesetze sich ausbilden konnten, welche das Einzelgeschehen bis in die letzte Zelle und das letzte Molekel von vornherein normirten. Derartige Bestimmungen hätten bei dem fortwährenden Wechsel in den Verhältnissen nie zum Aufbaue eines Organismus führen können, wie ein Feldherr keine Schlacht gewinnen würde, der statt der allgemeinen Befehle an die Generäle über die Anstellung und Verwendung der Truppen, von vornherein Specialbefehle bis herab zu den Thaten des Lieutenants oder des einzelnen Mannes geben wollte; denn die Leistungen aller müssen fortwährend den wechselnden Verhältnissen angepasst werden und das Geschehen im Kleinen umsomehr, als dessen Umstände leichter verändert werden als die des Geschehens im Grossen. So müssen die einzelnen Zellen sich immer aneinander und an neue, durch ändernde Einwirkung hervorgebrachte Verhältnisse anpassen können.

Der durch die Verschiedenheit der lebenden Theile hervorgerufene Kampf unter denselben wird also mit der vor-

maligen Entstehung des Lebens begonnen und seitdem nicht aufgehört haben, und es ist dabei natürlich, dass die allgemeinsten Eigenschaften zuerst gezüchtet worden sind, so dass der erste Anfang dessen, was wir im Folgenden zu entwickeln haben werden, zum Theil schon in der Zeit der Entstehung des Organischen zu suchen ist. Und ebenso ist es selbstverständlich, dass in Zeiten stärkerer Variabilität der Kampf der Theile auch entsprechend heftiger und von grösserer Bedeutung hat sein müssen als in den Perioden der annähernden Constanz der Arten. Ueber die Zeiten aber, oder physiologisch gesprochen über die Zahl von Generationen, welche nöthig war zur Ausbildung der zu besprechenden Eigenschaften, können wir ebenso wenig etwas auch nur annäherungsweise Richtiges sagen, als wir über die Grösse der in früherer Zeit auf einmal vorgekommenen Variationen und über die Energie der früheren Lebensprocesse etwas wissen.

## B. Arten und Leistungen des Kampfes der Theile.

Gehen wir nun nach dieser allgemeinen Begründung zur Untersuchung der Art und der Leistungen des Kampfes der Theile im Speciellen über, so muss er nothwendig in ebenso viele Unterinstanzen zerfallen, als selbständig variirende Einheiten da sind, also in einen Kampf der Zellentheilchen, der Zellen, der Gewebe und der Organe, jede Einheit nur mit Ihresgleichen kämpfend. Denn ein Kampf zwischen Angehörigen verschiedener Einheiten, etwa eines Plasson-Moleküls mit einer Zelle, oder einer Zelle mit einem Organ wäre wie eine Summation von Differentialen verschiedener Ordnung. Erst wenn sich die Eigenschaft eines Theilchens niederer Ordnung durch Ausbreitung zu einer Individualität höherer Ordnung vergrössert hat, also erst, wenn das Differential zweiter Ordnung zu einem

erster Ordnung integrirt ist, kann der Kampf mit einem anderen Individuum dieser höheren Ordnung beginnen.

### 1. Der Kampf der Molekel.

Diese Bezeichnung wollen wir der Kürze wegen wählen für den Kampf der Zelltheile, also der Plasson-Moleküle oder Plastidulen oder der kleinsten organischen Processeinheiten.

Wenn nach unserer Voraussetzung die Theile der Zelle, abgesehen von der Scheidung in Zellleib und -Kern, nicht ganz gleich unter sich beschaffen sind, sondern bei Individuen ohne Varietät in dem Gewebe, welchem die Zelle angehört, ein Minimum oder bei Individuen mit neuen Varietäten etwas mehr von einander verschieden sind, so werden diese verschiedenen Substanzen derselben Zelle sich unter verschiedenen Umständen nothwendig verschieden verhalten müssen.

Nehmen wir an, es wären zwei verschiedene Qualitäten ursprünglich in gleicher Menge in der Zelle vorhanden, und betrachten ihr Verhalten zunächst **im Stoffwechsel** während der Periode des Wachsthums. So wird zunächst bei dem Ersatze des im Stoffwechsel Verbrauchten das mit stärkeren Affinitäten Versehene und stärker Assimilirende sich rascher regeneriren, als das weniger mit diesen Eigenschaften Ausgestattete. Ersteres wird also ceteris paribus sich räumlich mehr entfalten in der gleichen Zeit, als das andere, und ihm damit den Platz wegnehmen. Bei der nächsten Wiederholung dieses Processes ist die schwächere Partie, welche jetzt schon einen geringeren Raum einnimmt, wiederum nicht im Stande, sich so rasch zu regeneriren und wird wiederum eine procentische Raumeinbusse erleiden: sie wird bei längerer Dauer immer mehr zurückgedrängt werden und schliesslich schwinden, und die Zeit dieser Dauer wird dabei blos von der

Grösse des Unterschiedes in der Affinität der beiden im Uebrigen gleich lebensfähigen Substanzen abhängen.

Es wird sich also zunächst in jeder Zelle ceteris paribus das unter den durch die Blutbeschaffenheit, Diffusionsmöglichkeit etc. gegebenen Umständen am raschesten sich Regenerirende erhalten und die anderen Qualitäten unterdrücken.

Sind die Unterschiede derartig, dass die beiden Substanzen ungleich rasch sich verbrauchen, so wird dieses cet. par. einen nachtheiligen Einfluss für die rascher sich verzehrende Substanz und die langsamer sich verzehrende wird die Herrschaft erlangen: denn da sie sich langsamer verzehrt, aber nach der Voraussetzung ebenso rasch regenerirt, als die schneller sich verzehrende, wird sie immer mehr räumlich überwiegen und so den Platz schliesslich allein einnehmen.

In den beiden bisher besprochenen Fällen war es Kampf um den Raum, der stattfand; denn wenn der Raum nicht beschränkt wäre, würde die schwächere Substanz ihren Nachtheil durch längere Dauer der Regeneration wieder auszugleichen vermögen, sofern der Verbrauch kein continuirlicher, gleich starker ist, sondern Pausen vorkommen, wo die Regeneration stärker ist als der Verbrauch.

Dass aber dieser Kampf um den Raum stattfinden muss, werden wir bei Betrachtung der Raumeinheit, innerhalb deren sich der hier besprochene Kampf vollzieht, beim Kampf der Zellen ersehen. Jedenfalls muss der Kampf um den Raum ein viel heftigerer innerhalb des Organismus sein, wo alles zu einer räumlichen Einheit verbunden an einander liegt und sich drängt, als bei den freien Individuen selber, als beim Kampf der Personen unter einander. Dass Raumbeschränkung wirklich die Entwickelung der Zelle zu hemmen im Stande ist, ergiebt sich z. B. aus der Abplattung der Epithelzellen an einander und aus der Aenderung, welche deren Gestalt

sofort erfährt, wenn die Raumbeschränkung fortfällt. So wird nach Verlust von Epithelzellen das schmale cylindrische Epithel der Luftröhre breit, plattenförmig und vermehrt sich. Ausserdem aber ist auch die mögliche lebensfähige Grösse der Zelle, selbst bei Mangel äusserer Raumbeschränkung, für jede Zelle nach der Art ihrer Zusammensetzung und der Ernährungsverhältnisse und der Beweglichkeit ihres Protoplasma eine beschränkte, wohl in Folge der beschränkten Wirkungsgrösse und -Geschwindigkeit der Diffusion, so dass auch bei Wachsthum über dieses Mass hinaus die Zelle im Innern wieder atrophiren müsste in Folge mangelhafter Gelegenheit zur Regeneration.

Wenn die Substanzen derartig verschieden sind, dass die eine mit der gebotenen Qualität des Nahrungsmaterials vollkommener sich regeneriren kann, als die andere, so wird schliesslich die so günstiger gestellte die stärkere werden und beim Wachsthum die andere verdrängen, wiederum im Kampfe um den Raum.

Tritt eine Aenderung der Nahrung der Zellen, der Blutzusammensetzung ein, so werden dieser entsprechend andere chemische Qualitäten die Herrschaft zu erlangen befähigt werden und die früheren verdrängen.

Ist dauernder Nahrungsmangel vorhanden, so wird zwar kein Kampf um den Raum stattfinden können, aber es werden nur solche Verbindungen übrig bleiben, welche cet. par. am wenigsten Material zum Wiederersatz gebrauchen, während die anderen Processe einfach ausgehungert werden, also durch Selbstelimination verschwinden.

Sind die Varietäten beider Substanzen derartig, dass bei der einen Substanz mit dem stärkeren Verbrauch auch die Affinität, Regenerationsmaterial aus der nächsten Umgebung aufzunehmen, wächst, also, um

in der Sprache der ganzen Individnen zu sprechen, der Appetit mit dem Nahrungsbedürfniss sich steigert und die Regenerationsgeschwindigkeit sich entsprechend vergrössert, während die andere Substanz diese Fähigkeit nicht hat, sondern immer, einer mittleren Verbrauchsstufe entsprechend, gleichmässig Nahrung anzieht und assimilirt, so würde bei längere Zeit anhaltendem gesteigertem Verbrauch erstere Substanz den Sieg über die andere davontragen, denn sie würde sich vollkommener regeneriren können.

Ist endlich die chemische Zusammensetzung einer Varietät derartig, dass im Stoffwechsel die Assimilation die Zersetzung übersteigt, dass Uebercompensation des Verbrauchten, also Wachsthum eintritt, während den anderen Substanzen diese Eigenschaft abgeht, so muss diese wichtige Eigenschaft die Alleinherrschaft über alle anderen Qualitäten gewinnen, wie sie sie denn auch bekanntlich hat. Wir kennen keinen Organismus, keine Zelle, welchen nicht in einem Stadium ihres Lebens diese Eigenschaft der Uebercompensation des Verbrauchten, das Wachsthum, zukäme, und es erhellt, dass ohne diese sich das Leben überhaupt nicht hätte ausbreiten können, dass die Lebensprocesse immer auf diejenigen Dimensionen hätten beschränkt bleiben müssen, in welchen sie ursprünglich entstanden waren.

Dies sind also alles Eigenschaften, welche in Folge des Stoffwechsels die Herrschaft innerhalb der Zelle auf dem Wege des Kampfes der Theile um Nahrung und Raum erlangen mussten, sobald nur einmal Spuren dieser Qualitäten durch Variation in den Zellen aufgetreten waren; sofern also als erste Vorbedingung die Zusammensetzung der Zelle nicht vollkommen homogen ist, sofern auch für die Theile der Zelle dieselbe Variabilität gilt, wie für die ganzen Individuen.

Wer aber möchte wohl diese Wahrscheinlichkeit bestreiten,

wer möchte annehmen, dass bei Entstehung des Organischen die Substanzen durchaus gleichartig nach den erwähnten Richtungen hin gewesen seien, und dass bei Entstehung der unendlich vielen Qualitäten des Organischen, die wir in den verschiedenen Organen der verschiedenen Klassen, Gattungen und Species des Thierreiches erkennen, immer gleich von selber in vollkommen homogener Weise aufgetreten wären, so dass ein Kampf innerhalb ihrer Theile nicht hätte stattfinden können?

Diese Qualitäten brauchen sich natürlich nicht überall alle und nicht alle gleichzeitig auszubilden: und es kann wohl vorkommen, dass eine Substanz durch einen hervorragenden Grad in einer dieser Eigenschaften trotz eines Fehlers nach einer der anderen Richtungen hin, die Herrschaft in der Zelle behält, so lange die Umstände nicht wechseln und den Fehler gegenüber anderen, vielseitiger günstig beschaffenen Qualitäten nicht zu grösserer Bedeutung gelangen lassen.

Dass aber die Ableitung dieser höchst zweckmässigen Eigenschaften: des geringsten Verbrauches und raschester und vollkommenster Regeneration mit der geringsten Materialmenge und der Ausbildung der für die vorhandene Nahrung stärksten Qualitäten und der Steigerung des Hungers und der Assimilation mit der Zunahme des Nahrungsbedürfnisses keine willkürliche, an Eventualitäten anknüpfende gewesen ist, welche in den Organismen nicht vorgekommen sind, wird wohl jeder, der die Exactheit der bezüglichen Processe kennt, soweit sie uns die Physiologie bis jetzt erkennen gelehrt hat, als höchst wahrscheinlich bezeichnen. Wenn aber die Organismen diese günstigen Eigenschaften wirklich haben, wenn also derartige stoffliche Variationen überhaupt möglich waren und vorgekommen sind, so müssen sie sich auf dem geschilderten Wege durch den Kampf der Theile von selber ausgebildet haben ohne Mitwirkung des Kampfes der Individuen um das Dasein.

Aber die Theile leben nicht blos ruhig für sich im Stoffwechsel, sondern sie werden bekanntlich durch äussere Einwirkungen, **durch Reize** in ihren Processen **beeinflusst,** eventuell beschleunigt, und wenn die Zelle aus verschiedenen Stoffen zusammengesetzt ist, so wird jede solche Einwirkung für die verschiedenen Substanzen verschiedenen Erfolg haben müssen. Für unsere Zwecke kommt aber ihr Verhalten nur zu Reizen in Betracht, welche häufig einwirken, sich während des Lebens oft wiederholen, weil sie allein im Stande sein werden, dauernde Veränderungen hervorzubringen, allmählich bestimmte Qualitäten in den Zellen zu züchten. Die Wirkungsweise der Eingriffe dieser Agentien, dieser lebendigen Kräfte, kann eine sehr verschiedene sein.

Ist zunächst durch zufällige Variation eine der verschiedenen Zellsubstanzen derartig, dass sie cet. par. bei der durch die Einwirkung des Reizes veranlassten Umsetzung weniger rasch sich verbraucht als die anderen bei derselben Einwirkung, so wird das Gleiche eintreten, wie oben für die weniger rasch im Stoffwechsel sich verzehrenden Substanzen dargestellt ist. Sie wird die Alleinherrschaft in der Zelle bekommen.

Ebenso wird fernerhin eventuell diejenige Substanz siegen und schliesslich allein übrig bleiben, welche durch den Reiz in ihrer Affinität zur Nahrung und in der Fähigkeit, sie zu assimiliren, erhöht wird, denn sie hat einen wesentlichen Vorzug in ihrer Vermehrung vor anderen nicht oder weniger durch den Reiz in günstiger Weise beeinflussten.

Wenn es nun auch noch organische Processe gäbe, die durch den Reiz nicht blos in ihrer Regeneration einfach gekräftigt, sondern bis zur Ueberkompensation des Verbrauchten gestärkt würden, welche also bei der Anpassung

an einen Reiz diejenige Eigenschaft, die nach Obigem alle anderen Zellen von selber haben, sich bewahrt, aber in Abhängigkeit von der Reizeinwirkung gebracht hätten, so müsste diese im Kampfe der Theile bei genügender Ruhepause noch eher den Sieg und die Alleinherrschaft erlangen, denn sie wird cet. par. noch mehr sich vermehren als die anderen Substanzen und dieselben zunächst mehr und mehr procentisch und schliesslich bis auf Nichts zurückdrängen bei der Beschränktheit des von aussen her und durch die Diffusion etc. gestatteten Raumes.

Die hier gemachte Annahme, dass vielleicht auch Substanzen oder richtiger Processe aufgetreten und daher zur Herrschaft gelangt seien, welche durch die Zufuhr von Reizen in ihrer Lebensfähigkeit, besonders in der Assimilation erhöht werden, für welche also der Reiz eine trophische, die Ernährung hebende Wirkung habe, erscheint vielleicht Manchem auf den ersten Blick vollkommen willkürlich, wenigstens für thierische Processe, während das entsprechende Verhalten für die Pflanzen bekanntlich die Grundbedingung ihrer Existenz ist, indem diese in ihrer Assimilation ganz von Sonnenlicht und Wärme abhängen. Und neuerdings ist von C. W. Siemens ein gleicher Einfluss des electrischen Lichtes durch ungewöhnlich rasche Entfaltung und Fructification der Pflanzen in solcher Beleuchtung nachgewiesen worden.

Aber auch für thierische Organismen sind derartige Reizwirkungen und gerade auch vom Lichte bekannt. Beclard[1] sah die Eier von Musca carnaria am schnellsten sich entwickeln im violetten Licht und dann successive im blauen, rothen, weissen und grünen Lichte immer langsamer. Young[2] fand als das günstigste ebenfalls violett, dann blau, gelb und weiss,

[1] Note rélative à l'influence de la lumière violette. Compt. rend. T. 46. 1858.

[2] Compt. rend. 1878. 1. Sémest. p. 998.

während roth und grün nach ihm direct schädlich auf die Entwickelung von Rana esculenta und temporaria wirkten: und Dunkelheit verlangsamte die Entwickelung dieser Thiere. Einwirkung des Lichtes in anderer Weise auf die Entwickelung der Thiere war bereits im Jahre 1870 von Auerbach[1]) durch Beleuchtung von Froscheiern von unten als eine Art Heliotropismus nachgewiesen worden, indem die Pigmentansammlung oder Ausbildung immer auf der Lichtseite constatirt wurde. S. L. Schenk[2]) beobachtete neuerdings dasselbe und zwar besonders stark im blauen Licht, weniger im gelben.

Für andere thierische Theile hat trophische Wirkungen von Reizen auch Hering in seiner Theorie der Sinnesnervenfunction[3]) behauptet, indem er annimmt, dass bei den Sinnesorganen gewisse Reize ebenso die Assimilation wie die anderen die Dissimilation, die Zersetzung erhöhen. Ausserdem aber nimmt ja die heutige Physiologie diese Wirkung auch principiell an in ihrer Lehre von den trophischen Nerven. Nur knüpft sie die Zufuhr solcher Reize an besondere Nervenbahnen. Wenn wir nun auch, wie unten dargelegt wird, dieses Letztere im allgemeinen nicht billigen, so ist doch das Princip der Erhöhung der Assimilation durch Reize damit schon anerkannt.

Sind aber einmal derartige Variationen der Zellsubstanz aufgetreten, deren Lebenskraft durch die Zufuhr von verschiedenen oder blos einem besonderen Reiz erhöht wurde, so musste etc. par. immer diejenige Variation in den Zellen den Sieg und die Alleinexistenz erlangen, welche den Reiz leichter aufnahm, denn sie wurde zufolge dieser Eigen-

---

1 Centralbl. f. d. med. Wiss. 1870.

2) Mittheilungen aus d. embryolog. Inst. in Wien. Bd. I. Heft IV. 1880. p. 268.

3 Hering, Sitzungsber. der Wiener Acad. d. Wiss. Bd. 69. Abth. III. Bd. 75. Abth. III

schaft in ihrer Vitalität mehr gekräftigt und musste sich also mehr vermehren. Bei beschränkter Reizgrösse musste, indem die leichter erregbare Substanz relativ mehr Reiz aufnahm und dadurch zu grösserer Entfaltung befähigt wurde, eine Art Kampf um den Reiz und Sieg durch Reizentziehung und grössere räumliche Verbreitung entstehen.

Wenn nun diese Reize dauernd einwirkten, so war bei weiteren Variationen mit der sich steigernden Vollkommenheit der Anpassung der Stoffe an die Reize durch immer neue Kampfauslese in den Zellen der Weg zu einem schliesslichen Endstadium eingeschlagen, in welchem Processe übrig bleiben mussten, welche im höchsten Maasse zur Aufnahme des Reizes befähigt und durch ihn gekräftigt wurden, aber ohne den Reiz nun auch überhaupt nicht mehr sich am Leben zu erhalten vermochten, welche also beim Ausbleiben der Reize sich ohne Regeneration verzehren, schwinden mussten, da ihnen diese Reize zu unentbehrlichen Lebensreizen geworden sind.

Wir werden später sehen, wie wichtig eine so hochgradige Anpassung für die Vervollkommnung und die Gestaltung der Organismen werden musste, und dass wir die Berechtigung haben, manchen unserer Zellen derartige Eigenschaften zuzuschreiben.

Wenn fernerhin einmal Reize kräftigend auf vitale Processe wirkten, so mussten verschiedene Reize auch verschiedene chemische Qualitäten kräftigen. Es musste also directe Anpassung an die verschiedene Natur der Reize eintreten und durch den Kampf der Theile bei neuen Variationen sich steigern, wenn immer derselbe Reiz auf eine Zelle wirkte.

Wirken dagegen abwechselnd, doch wiederholt wieder-

kehrend verschiedene Reize auf dieselbe Zelle, und enthält dieselbe eine Substanz, welche durch beide oder mehrere Reize gekräftigt wird, so wird eventuell diese Substanz die Herrschaft erlangen können, je nach der Art der Pausen und dem Verhältniss der Natur der Reize zu einander. Diese Vielseitigkeit einer einzigen Substanz wird sich aber nur selten zu erhalten im Stande sein, denn sie schliesst ein, dass die Substanz doch nicht in dem Maasse jedem einzelnen Reize entsprechen, ihn so leicht aufnehmen und so vollkommen umsetzen kann, als dies eine besonders für Einen Reiz angepasste vermag; da einmal jede Aenderung der Beschaffenheit, wie sie für die Substanz durch Einwirkung bald des einen bald des andern Reizes entsteht, nothwendig immer mit einem Kraftverlust verbunden sein muss. Denn es muss eine neue Umordnung der Molekel eintreten. Und zweitens kann eine Substanz nie so vollkommen an zwei verschiedene Reize angepasst sein, also auch nicht so stark gekräftigt werden, als für jeden Reiz eine besondere.

Wenn aber einmal Qualitäten, welche durch je einen Reiz besonders gekräftigt werden, aufgetreten sind, so werden sie nach dem Maasse der Reizgrösse im Verhältniss zu der Grösse und Stärkungsfähigkeit der andern Reize für die anderen Substanzen ein gewisses Volumen in der Zelle dauernd einzunehmen im Stande sein. Die Zelle wird dauernd aus sehr verschiedenen Stoffen, welche der verschiedenen Natur und Grösse (der Intensität und Häufigkeit) der Reize entsprechen, zusammengesetzt bleiben können, wie wir das bei den Protozoën so ausgebildet sehen.

Der Kampf der Theile wird also zugleich ein zwingendes Princip für immer weiter gehende Differenzirung, immer vollkommenere Specialanpassung an die Reize sein, sofern Reize die Lebensprocesse zu kräftigen vermögen; dass sie dieses

thun, darüber werden wir im nächsten Kapitel ausführliche Darlegungen machen.

Aendert sich mit den äusseren Umständen eines Organes auch der Reiz, an welchen dasselbe angepasst war, so werden die alten Qualitäten nicht blos der Atrophie unterliegen, dem Schwunde in Folge Mangels des Lebensreizes verfallen, sondern die durch den neuen Reiz gekräftigten Substanzen werden, den Sieg erringend, die anderen direct in der geschilderten Weise beeinträchtigen und die Rück- und Umbildung beschleunigen.

Ebenso wie die neue Zelle fähig ist, sich durch Ausbildung verschiedener Bestandtheile an verschiedene Reize anzupassen, so können auch verschiedene Zellen sich an denselben Reiz in verschiedener Weise anpassen; denn je nach der ursprünglichen Natur der Zellen kann in jeder durch denselben Reiz eine verschiedene Substanz am meisten gekräftigt werden.

Alle diese für die Erhaltung auch der ganzen Individuen höchst nützlichen und zweckmässigen Eigenschaften werden also, sobald sie einmal in Spuren aufgetaucht sind, sich erhalten und unter Unterdrückung der weniger dauerfähigen sich in der Zelle ausbreiten, und sobald ein Mal durch neue Variationen Substanzen auftreten, welche diese Eigenschaften in noch höherem Maasse haben, so werden diese die früheren besiegen und es wird so fort und fort eine den Grad der Qualität steigernde Auslese der Variationen stattfinden.

Alles dieses geschieht ohne den Kampf der Individuen, ja eventuell wohl gegen denselben, denn es muss fraglich erscheinen, ob die Auslese durch den Kampf der Individuen, auch wenn es sehr Nützliches beträfe, etwas züchten könnte, was im Kampf der Molekel nicht siegreich bestehen kann.

Die Geschwindigkeit, mit der die Ausbreitung einer neuen Variation in der Zelle erfolgt, lässt sich natürlich nicht sicher

beurtheilen. Aber es ist wohl anzunehmen, dass bei der stetigen Dauer des Stoffwechsels, also auch des Kampfes derselbe schon im Leben Einer Zelle oder noch rascher zur Alleinexistenz der günstigeren Eigenschaft führen kann, falls nicht neue Variationen auftreten. Eventuell könnte die vollkommene Ausgleichung auch erst in den Nachkommen der Zelle stattfinden.

Aus den so allein erhaltenen und verbreiteten Eigenschaften, welche sich, als in ihrer Art stärkste, dauerfähig erwiesen haben, und nur aus diesen wird dann die Auslese im Kampf der Individuen diejenigen zur wirklichen dauernden Erhaltung auswählen, welche sich auch für das ganze Individuum nützlich erweisen. Also z. B. von allen den Stoffen, welche durch einen Reiz in ihrer Ernährungsfähigkeit erhöht werden und bei der veranlassten Umsetzung am wenigsten verbrauchen etc., wird der Organismus an der einen Stelle diejenigen auslesen, welche sich dabei am kräftigsten und raschesten zusammenziehen, an der anderen diejenigen, welche einen Reiz am besten zur Attraction und Umwandlung von abzuscheidenden Stoffen verwenden, an dritten Stellen endlich diejenigen, welche den Reiz am wenigsten selber verbrauchen, sondern am besten weiter gehen lassen, ihn leiten. So wird der Kampf der Individuen aus den durch den Kampf der Theile gezüchteten im Allgemeinen leistungsfähigsten Processen Muskeln, Drüsen, Nerven durch Sonderauslese hervorbilden.

Ist der Reiz specifischer Natur, so wird der Wahlkreis ein etwas engerer sein, z. B. für die Einwirkung des Lichts; aber immerhin war die Wahl auch hier noch unter sehr verschiedenen Arten der Reaction zu treffen, wie wir daraus ersehen, dass gleichzeitig Qualitäten in demselben Organismus erhalten worden sind, welche auf Licht mit Farbstoffbildung reagiren, und andere, welche durch Lichtbewegung möglichst stark erregt werden, ohne sie zu verzehren, sondern möglichst stark

weiter leiten, wie die Sehzellen. Und es besteht dabei, wie wir oben zeigten, die Nothwendigkeit, dass, wenn geeignete, auf den Reiz reagirende Variationen auftauchen, diese specifisch gerichteten Reactionen durch den Kampf der Theile zu immer höherer Stufe der Vollkommenheit gezüchtet werden. Die Grenze ist dabei nur durch die Leistungsfähigkeit der chemischen Elemente unseres Planeten gesetzt, welche vielleicht die höchsten Grade der Vollkommenheit mancher Qualität nicht hervorzubringen vermag. Indessen sind doch die Reactionssubstanzen unseres Organismus zum Theil schon sehr feine: wir erinnern nur an die Feinheit des Geruchssinnes, mit welchem wir Quantitäten Moschus bestimmt wahrnehmen können, welche nicht das Millionstel eines Milligrammes betragen. Wir erinnern auch an die Feinheit des Geschmackes, des Gesichts, des Gehörs und des Tastsinnes, welch letzterer uns die feinste Berührung einer Flaumfeder von dem Fusse ins Gehirn signalisirt. Dazu gehört eine Vollkommenheit der Aufnahme des Reizes durch die Endorgane und eine ungehemmte Fortleitung, welche schon als ziemlich vollkommen bezeichnet werden können.

Mit den vorstehenden Ausführungen ist die Zahl der durch den Kampf der Molekel ohne Mitwirkung des Kampfes der Individuen eventuell sich züchtenden Eigenschaften noch nicht erschöpft und wir streben auch gar nicht danach, dies zu thun und damit dem Physiologen vorzugreifen. Uns kam es hier lediglich darauf an, zu zeigen, in welcher Weise überhaupt der Kampf der Molekel wirkt, und die Nothwendigkeit der Züchtung gewisser Eigenschaften nachzuweisen, welche wir zur Erklärung gewisser morphologischer Leistungen der Organismen für nöthig erachten und in den folgenden Kapiteln verwenden werden. Wir haben also gesehen, dass der Kampf der Molekel, so weit er an den Stoffwechsel anknüpft, immer die unter den

gegebenen Verhältnissen kräftigsten Processe züchtet und dass er bei Reizeinwirkung wiederum in irgend einer Weise dadurch Gekräftigtes auslesen wird, aber ohne jede Rücksicht auf Specialzweckmässigkeit für den ganzen Organismus. Es ergiebt sich ferner, dass er dabei zugleich für Homogeneïtät der Zellzusammensetzung sorgt, indem immer blos Eine Qualität die Herrschaft in jeder Zelle gewinnt, falls nicht geradezu einmal zwei durch verschiedene Eigenschaften ausgezeichnete, aber sich das Gleichgewicht haltende Verbindungen auftreten. Da aber absolutes Gleichgewicht fast nie vorkommen wird und, wenn es da ist, beim Wechsel der Umstände nicht bestehen kann, so wird durch den Kampf der Theile möglichste Homogeneïtät der Zellzusammensetzung bewirkt werden; natürlich nach dem oben Gesagten blos, sofern nicht die Zelle abwechselnd unter verschiedene Bedingungen kommt.

Dieser Sieg Einer Eigenschaft, welcher zur Homogeneïtät innerhalb jeder Zelle führt, hat noch eine wesentliche, hervorzuhebende Folge für die Auslese durch den Kampf der Individuen. Indem nämlich durch den Kampf der Theile jede neue kräftigere, in Spuren aufgetretene Qualität sich innerhalb eines gewissen Gebietes ausbreitet, nämlich in allen Zellen, in denen sie gleichzeitig als Spur entstanden ist, dann, wie wir weiterhin sehen werden, auch noch in weiteren Gebieten durch den Kampf der Zellen Herrschaft gewinnt, so erlangt sie damit auch grössere Bedeutung und wird, im Falle sie für die Erhaltung des Ganzen günstig ist, gleich mehr nützen oder, im Falle sie nachtheilig ist, mehr schaden, und also entweder energischer erhalten oder rascher durch Selbstauslese eliminirt werden.

Es ist selbstverständlich, dass nicht überall eine Zellsubstanz mit allen den Sieg verleihenden Eigenschaften entstanden sein wird, und es wird dann von den speciellen Verhältnissen

abhängen, welche Combination von günstigen Eigenschaften die Herrschaft gewinnen wird. Es werden die mannigfachsten Combinationen zum Siege führen können, welche thatsächlich festzustellen vielleicht eine dereinstige Aufgabe der Physiologie sein wird.

Hier will ich nur noch andeuten, in welcher Weise noch andere Eigenschaften durch dieses Princip des Kampfes der Molekel oder der kleinsten Processe sich Ausbreitung bis zur Alleinanwesenheit verschaffen können.

Ausser durch den Kampf der Theile um den Raum im Stoffwechsel, oder um die Nahrung bei Mangel an derselben mit oder ohne Reizwirkung können neu auftretende Eigenschaften auf directem Wege, nämlich im directen Kampfe mit den alten siegen und sich ausbreiten, indem letztere entweder direct zerstört oder von den neuen verbraucht, assimilirt werden (die Assimilation ist ja selber der allgemeinste progressive Process), vielleicht unter fermentativer Wirkungsweise oder ähnlich wie der Erregungszustand in Nerven und Muskeln sich ausbreitet, oder auf sonst eine noch unbekannte Weise. Es können ähnliche Arten der Ausbreitung, wie wir sie pathologisch sich vollziehen sehen, früher normal vorgekommen sein, oder gegenwärtig noch in fördersamer Weise vorkommen, so wie die Ausbreitung der progressiven Krankheiten des Nerven-, Muskelsystems, z. B. der progressiven Atrophie des Rückenmarks, der progressiven Bulbärparalyse, der Paralysis acuta ascendens, der progressiven Muskelatrophie (nach Friedreich und Lichtheim), welche alle sich continuirlich innerhalb der zusammenhängenden Gebilde, blos ihnen folgend, weiter ausbreiten; oder auch in der Art, wie man sich früher die Ausbreitung der Entzündungen durch phlogogene (entzündungserregende) Wirkung der Entzündungsproducte dachte, und wie

neuerdings Virchow[1]) sie für diejenigen Infectionskrankheiten als möglich erachtet hat, für welche kein lebendes Contagium nachgewiesen werden kann; oder wie die Aenderung der Qualität sich innerhalb der Zellen ausbreitet nach Vergiftung mit Arsen, Phosphor oder Blei, oder nach Einführung des Hundswuth- oder Syphilisgiftes in den Organismus etc.

Es muss überflüssig erscheinen, bei dem gegenwärtigen geringen Stand unserer Kenntnisse weitere Vermuthungen über den Umfang solcher Processe innerhalb des physiologischen Geschehens aufstellen zu wollen.

Aehnliche Vorgänge der Ausbreitung bestimmter Eigenschaften durch den Kampf der Theile müssen natürlich ebenso, wie die hier für den Zellleib geschilderten, auch in dem Zellkern vorkommen, nur dass sie vielleicht weniger oder gar nicht unter der Einwirkung von Reizen stehen.

### 2. Der Kampf der Zellen.

Da, wie wir gesehen haben, das Einzelgeschehen als solches nicht fest normirt ist und da von vorn herein nicht alle Zellen desselben Gewebes von vollkommen gleicher Lebenskraft sein werden, so muss in der Zeit, in welcher die Zellen eines Gewebes sich noch vermehren, ein Kampf der Zellen stattfinden; denn diejenigen Zellen, welche unter den vorhandenen Verhältnissen am günstigsten znr Vermehrung disponirt sind, werden sich rascher vermehren, als die anderen, nnd damit bei der Beschränktheit des Raumes den Nachkommen der anderen mehr oder weniger den Platz wegnehmen, also ihre weitere Ausbildung und Vermehrung hemmen. Die kräftigeren werden also eine grössere Zahl Nachkommen liefern, als die schwächeren.

Wenn wir nach den Eigenschaften fragen, die in diesem

[1]) Virchow's Archiv Bd. 79. 1880. p. 120.

Kampfe Ausschlag gebend sein werden, so finden wir, dass es wiederum die im Kampf der Molekel bereits bewährten Eigenschaften sind. Es werden voraussichtlich die im Stoffwechsel durch stärkere Affinitäten sich leichter regenerirenden und ebenso die weniger verbrauchenden cet. par. über die weniger mit diesen Eigenschaften ausgerüsteten die Uebermacht erlangen; denn bessere Fähigkeit, sich zu ernähren, und geringerer Verbrauch für die eigenen Bedürfnisse sind sicher als günstige Vorbedingungen des Wachsthums anzusehen. Das Gleiche gilt von jenen Zellen, welche mit der Qualität des vorhandenen Nahrungsmaterials am besten sich nähren können, ebenso von solchen, welche bei grösserem Mangel eine grössere Affinität nach Nahrung bekommen, und ebenso werden auch hier wieder bei Nahrungsmangel diejenigen am ehesten verhungern und aussterben, welche cet. par. zu ihrem Stoffwechsel die meiste Nahrung verbrauchen.

Ingleichen werden unter Zellen, welche *Reizen* ausgesetzt sind, diejenigen einen wesentlichen Vortheil haben und sich cet. par. mehr vermehren, *welche bei der Reizeinwirkung am wenigsten rasch sich verzehren*, welche durch den Reiz in ihrer *Affinität zur Nahrung* und in der *Regeneration gestärkt werden*; und eventuell werden noch mehr diejenigen Zellen die anderen überholen, welche durch den Reiz bis zur *Uebercompensation gekräftigt* werden. Auch müssen alsdann wiederum Zellen, die mit ihrer Zellsubstanz den *Reiz leichter aufnehmen*, einen Vortheil davon haben; und wenn *blos ein Reiz* auf ein Gewebe wirkt, so wird diejenige Zell-Qualität, welche am meisten durch diesen specifischen Reiz gekräftigt wird, sich cet. par. am meisten durch Vermehrung der Zellen ausbreiten.

Diese Vermehrung der Zellen wird, da alles Geschehen nach dynamischen Aequivalenten sich vollzieht, so lange statt-

finden, bis jede der vorhandenen Zellen, auf deren Summe der Reiz sich vertheilt, nur noch so viel Reiz erhält, dass sie bei der mittleren Reizgrösse nicht mehr zu weiterer Vermehrung angeregt wird, bis also der Reiz vollkommen in den Zellen aufgeht.

Aendert sich die Qualität des Reizes, so wird wiederum, wie beim Kampf der Molekel, aus den vorkommenden Variationen auch eine neue Zellqualität gezüchtet werden, welche siegend die alte direkt in ihrer Ernährung beeinträchtigt, ganz abgesehen davon, dass die alte durch den ihr nun mangelnden Lebensreiz auch von selber schon der Atrophie verfallen muss. Wirken dagegen abwechselnd und *wiederholt verschiedene Reize*, so werden auch hier wieder schliesslich nicht Zellarten, welche zugleich durch die verschiedenen Reize gekräftigt werden, sondern verschiedene Zellsorten neben einander, von welchen jede blos durch Einen Reiz, aber von diesem besonders stark gekräftigt wird. Auch der Kampf der Zellen schliesst so eine Tendenz zu immer speciellerer Differenzirung ein, wie der Kampf der Molekel. Denn auch hier kann unmöglich Eine Qualität durch zwei verschiedene Reize so gekräftigt werden, als zwei verschiedene Qualitäten, von denen jede vollkommen blos für Einen Reiz angepasst ist. Wenn daher dem letzteren Verhältniss entsprechende Varietäten aufgetreten sind, müssen sie das Uebergewicht erhalten.

Diese allgemeine Ableitung der Eigenschaften, welche eventuell im Kampfe siegen müssen, mag auf den ersten Blick als sehr müssig erscheinen; sie ist es aber nicht so ganz. Denn einmal ist sie nicht ohne Nutzen für unsere Erkenntniss, besonders als heuristisches Princip, und zweitens werden wir bei der Betrachtung der realen Verhältnisse sehen, dass in der That nicht unwichtige Anhaltspunkte für die Annahme vorhanden sind, dass die hier bei eventuellem Auftreten als Sieg ge-

winnend geschilderten Eigenschaften wirklich existiren und also die Qualitäten der unseren Planeten zusammensetzenden Elemente in der That ausreichend gewesen sind, diese theoretisch erwiesenen Sieger hervorzubringen.

Es scheint somit im Kampfe der Zellen alles so zu sein, wie beim Kampfe der Molekel, ganz dieselben Eigenschaften den Sieg zu gewinnen, somit die Ausführung erledigt zu sein. Dies wäre aber voreilig. Zunächst bedingt schon der Umstand, dass nicht blos Vergrösserung, sondern auch Vermehrung der Zellen stattfinden muss, einen Unterschied, denn es ist möglich und wahrscheinlich, dass zur Vermehrurg der Zellen andere Momente noch gehören, als zur blossen Vergrösserung, wenn auch, wie im obigen angenommen, die allgemeinen Vorbedingungen beider dieselben sind.

Wir unterscheiden nach unserer heutigen Auffassung zwei Zellbestandtheile, einen die Function der Zelle besorgenden, somit das Specialleben führenden Theil, den Zellleib, einen anderen die eventuelle Vermehrung einleitenden, abgesonderten, den Zellkern, und es ist Grund, diesen beiden Theilen, wie sie verschiedene Functionen haben, auch ganz verschiedene Qualitäten zuzuschreiben.

Jedenfalls müssen also auch diejenigen Qualitäten des Kernes, welche unter den gegebenen Bedingungen am besten sich nähren können, sich stärker ausbreiten, und ebenso werden, im Falle Reizeinwirkungen bis zu ihm dringen, derartige Qualitäten des Kernes, welche durch den Reiz in ihrem Lebensprocess gekräftigt und zur Vermehrung ihrer Substanz angeregt werden, einen Vortheil durch grössere Ausbreitung erlangen, und all die oben erwähnten Eigenschaften müssen also auch auf den Kern übertragen werden, müssen in ihm und mit ihm siegen, und es muss diesen Eigenschaften des Kernes gegenüber fraglich bleiben, ob und wie weit die des fungirenden

Zellleibes als günstige Vorbedingungen auch für die Kernvermehrung, also für den Ausgangspunkt der Zellenvermehrung anzusehen sind. Wir können daher bei unserer Unkenntniss dieser Verhältnisse zur Zeit nicht sicher beurtheilen, wie weit der Kampf der Zellen dasselbe züchtet als der Kampf der Molekel, in wie weit sie sich fördern oder widerstreben, aber wir werden doch im weiteren aus dem empirisch beobachteten Verhalten Gründe finden, zu schliessen, dass sie sich fördern. Auch lässt sich eine Wahrscheinlichkeit dafür aus dem Principe des Kampfes ableiten: denn wenn Qualitäten im Kern und Zellleib auftreten, welche beide durch dieselben äusseren Bedingungen gekräftigt werden, so werden die so zusammengesetzten Zellen wiederum einen Vortheil vor anderen haben, in welchen blos Ein Bestandtheil gekräftigt wird.

Eine Tendenz zu einem Kampfe um den Raum zwischen diesen beiden Zellbestandtheilen scheint noch in Organen höherer Organismen vorhanden zu sein, denn sobald in den Muskeln der specifisch fungirende Theil atrophirt, findet eine Vermehrung der Zellkerne statt, die sogenannte »atrophische Kernwucherung«[1], welche aber nicht zu einer Vermehrung der Zellen führt. Das Gleiche ereignet sich auch nach Flemming's in den Zellen atrophischen Fettgewebes[2]. Doch sind diese Erscheinungen vor der Hand für uns von keiner Wichtigkeit und wir knüpfen den Werth unserer Ableitungen in keiner Weise an die Auffassung, welche diese Vorgänge erfahren.

Wir kommen nun zu einem weiteren Unterschied des Kampfes der Zellen von dem Kampf der Molekel. Und da wir es hier mit grösseren Verhältnissen zu thun haben, welche der directen Beobachtung zugänglich sind, so sind wir hier auch im Stande,

---

[1] Cohnheim, Allgem. Pathologie. Bd. I. p. 503.

[2] Archiv f. mikroskop. Anatomie. VII. p. 32. 328. Virchow's Archiv. Bd. 52. p. 568.

die thatsächliche Berechtigung der Annahmen genauer zu controliren.

Es handelt sich um die Verhältnisse beim Kampfe um den Raum. Wenn der Raum, um welchen gekämpft wird, ganz frei ist, so wird, wie oben geschildert, die grössere Wachsthumsgeschwindigkeit an sich siegen. Das Ende des Wachsthums ist allemal durch den Widerstand an den Nachbartheilen gegeben. Also muss Druck dem Wachsthum Schranken setzen können. Das ist im allgemeinen sehr bekannt, aber gleichwohl für die thierischen Organismen nicht in der Weise bewiesen, wie es hier nöthig ist. Der Druck, von dem es bekannt ist, ist immer Druck, welcher ausgebreiteter auf eine ganze Stelle mit Zellen und Blutgefässen wirkt. Da nun letztere, insbesondere die Capillaren, leicht comprimirbar sind, so wird den betreffenden Stellen des Gewebes die Nahrung entzogen und dasselbe damit der Atrophie unterliegen. Hier, beim Kampfe der einzelnen Zellen, kann natürlich eine solche Compression der Blutgefässe nicht stattfinden; trotzdem kann wohl der Druck der Zellen an einander in der gleichen Weise mechanisch nachtheilig wirken, denn auch die Zelle selber ist von einem Netzwerk mit Flüssigkeit erfüllter Räume durchzogen, welche bei der Compression verengt werden, wodurch die Ernährung beeinträchtigt werden muss. Dabei ist noch abgesehen von den Nachtheilen innerer Erhöhung der Spannung für die Diffusion, für die Protoplasmabewegung oder für die chemischen Umsetzungen. Und auch schon im Kampf der Molekel wird das Feld von den Besiegten nicht activ geräumt, sondern letztere müssen verdrängt werden oder es muss dem weiteren Wachsthum bei der Regeneration durch den Druck Widerstand geleistet werden, wie denn jeder Kampf um den Raum nur auf mechanische Weise durch Druck entschieden werden kann.

Es erhellt nun, dass diese wichtige Eigenschaft der Wider-

standsfähigkeit gegen Druck, wenn sie einer Zelle und ihren Nachkommen in höherem Masse zu Theil ist, als den anderen in der Umgebung, gleichfalls zum Siege und zur allgemeinen Ausbreitung führen kann, selbst wenn die Vermehrung eine langsame, aber stetige ist. Ob solches auch schon innerhalb der Zelle, also im Kampf der Molekel möglich ist, wird davon abhängen, ob der Druck blos mechanisch oder auch chemisch hemmend zu wirken im Stande ist, und im ersteren Falle, ob die Theile der neu auftretenden Variation in der Zelle fest geschlossen an einander congregirt sind, dass sie als neuer, zu einem Ganzen geformter Bestandtheil wie eine Geschwulst mechanisch als Ganzes gegen die Nachbarschaft kämpfen können. Ueber das Vorkommen dieser Eigenschaft haben wir kein Urtheil und ich habe es deshalb unterlassen, sie beim Kampf der Molekel zu erwähnen und zu verwerthen.

Für den Kampf der Zellen aber haben wir Beweise dafür in pathologischen Vorkommnissen, wo Zellen in andere hineinwachsen, so z. B. bei der lacunären Usur der Muskelfasern durch Sarcomzellen, nach R. Volkmann[1], Klemensiewicz[2], oder durch Wanderzellen in Folge vorübergehender Aufhebung der Blutcirculation nach R. Erbkam[3]. Ferner aus dem normalen Vorgange bei der Regeneration der Epithelien, wie wir sie für die Epidermis von G. Lott[4], für die Flimmerepithelien der Luftröhre von O. Drasch[5] kennen gelernt haben, ergiebt sich auf das bestimmteste eine gegenseitige Beeinflussung durch Druck, welche unter Durchbrechung, Zertheilung und Zerstückelung der alten Zellen dieser Gewebe zum Schwunde und zur Ausstossung führt.

[1] Virchow's Archiv. Bd. 50. p. 543.
[2] Wiener Sitzungsber. Bd. 79. Abth. III. 1879.
[3] Virchow's Archiv. Bd. 79. Heft 1.
[4] Centralblatt f. d. med. Wiss. 1871.
[5] Wiener Sitzungsber. Bd. 80. Abth. III. 1879.

Zu den wichtigen allgemeinen Lebensbedingungen gehört auch die Beseitigung der Stoffwechselproducte: denn ihre Anhäufung würde schädlich sein, einmal weil sie als für den Organismus todtes Material unnützer Weise Raum einnehmen oder weil sie eventuell durch ihre chemische, vom Organismus different gewordene Beschaffenheit direct schädlich wirken werden. Es werden daher ceteris paribus ebensowohl Zellen, welche weniger schädliche Stoffwechselproducte bilden, als auch diejenigen, welche die Abfuhr derselben leichter besorgen können, einen wesentlichen Vortheil im Kampfe vor den anderen Zellen voraus haben und daher leichter sich erhalten und ausbreiten.

Die Wirkungsgrösse des Kampfes der Zellen ist bedingt durch die Zahl von Zellgenerationen, in welchen er zur Wirkung gelangt, und diese ist natürlich abhängig von dem Zeitpunkte des Auftretens der neuen Eigenschaft im Leben des Individuums. Tritt sie erst im erwachsenen Individuum auf, wo blos noch physiologische Regeneration stattfindet so kann sie überhaupt nur in jenen Organen wirken, deren Zellen noch einer physiologischen Vermehrung entweder zur Regeneration oder zur Arbeitshypertrophie unterliegen, also in den Epithelien, den Schleim- und vielleicht noch anderen Drüsen, in Muskeln, Knochen, im Knorpel- und im Bindegewebe und in den Nerven: nicht aber, so viel wir bis jetzt wissen, in den Lagern der Ganglien- und Sinneszellen.

Tritt dagegen die neue Variation schon frühzeitig im Embryo auf, so wird alles von ihr abstammende Gewebe ihren Charakter tragen, und da sie irgend einen Vorzug für die Ausbreitung hat, wird sie nach dem Maasse desselben ihr Verbreitungsgebiet über das ihrer ursprünglich gleichstehenden Genossinnen ausdehnen, so dass eine neue günstige moleculare Variation, auch wenn sie erst nach der Bildung der Keimblätter

auftritt, sich eventuell gleich fast in einem ganzen Gewebe verbreiten kann. Und was so gezüchtet ist, ist also wieder das zum Leben Kräftigste, eventuell die kräftigste Reaction auf Reize Gebende, seien letztere nun physikalischer oder chemischer Natur und, falls bis zur Uebercompensation des Verbrauchten durch den Reiz gekräftigt wird, die Fähigkeit zur Arbeitshyperplasie.

Aus diesen so gezüchteten allgemeinen Eigenschaften wird secundär erst wieder aber gleichzeitig die Auslese im Kampfe um's Dasein dasjenige züchten, was dem ganzen Individuum dienlich ist. Diese Züchtung wird dadurch erleichtert, dass in Folge der durch den Kampf der Zellen erfolgenden weiteren Verbreitung der neuen kräftigeren Eigenschaften der neue Charakter gleich mit entschiedenerer Bedeutung auftritt, und wenn er nützlich ist, gleich in höherem Maasse förderlich zur Geltung kommt, oder wenn er nachtheilig, wieder durch Selbstelimination aus der Reihe des Lebenden verschwindet.

Auch direct gestaltend kann der Kampf der Theile bei den Zellen wirken, indem er einmal solche Zellen erhält, welchen eine günstigere Lage zu den Blutgefässen, zu der Fläche, von welcher die Nahrung zu ihnen kommt, eigen ist, andererseits unter Einwirkung von Reizen, sofern dieselben selber bestimmt gestaltet sind, wie der Druck in den Knochen, der Zug in den Sehnen, Bändern und Fascien, worüber in dem Kapitel der Reizwirkung ausführlicher erörtert werden wird.

### 3. Der Kampf der Gewebe.

Auch zwischen den verschiedenen Geweben ist natürlich ein Kampf möglich. Indessen, da es ein Kampf heterogener Dinge ist, so kann er nicht, wie der Kampf der Molekel und der der Zellen, zur Auslese des Besseren führen, er kann nicht die Entwickelung des Organismenreiches durch Steigerung der

Eigenschaften fördern und abkürzen. Sein Resultat wird mit Nothwendigkeit nur das Gleichgewicht zwischen den Theilen sein. Denn Gewebe, welche zu lebenskräftig für die anderen sind, auch wenn sie selber oder die anderen sehr nützlich wären, müssen zur Vernichtung des Ganzen führen, wie uns dies zahlreiche pathologische Beispiele thatsächlich zeigen. Die Geschwülste sind bekanntlich solche mit abnormer Lebenskraft ausgestattete Gewebe, die sich auf Kosten der Nahrung und des Raumes der anderen entfalten und mit diesen den Organismus zerstören. Ebenso ist die Stärkung der Bindesubstanzen, wie sie z. B. das Syphilisgift hervorbringt, hierher zu zählen. Sie vermehren sich bekanntlich nach Einwirkung dieses Giftes (ob blos nach Hinzutreten eines anderen Reizes, ist für uns irrelevant) und bringen schliesslich die eingelagerten, specifisch fungirenden Theile der Organe zum Schwund. In ähnlicher Weise wirkt Arsen bei lange dauerndem Genuss ausser auf andere Theile auch stärkend auf die Entwickelung des Fettgewebes. Ist dies oft vortheilhaft, so ist dagegen nachtheilig die übermässige Vermehrung des Fettgewebes bei der allgemeinen Fettleibigkeit, insbesondere, indem sie die Bewegungen des Herzens erschwert. Ferner zeigt uns jede Entzündung in ihrer Auflösung und Zerstörung des normalen Gewebes einen solchen Kampf.

Auch schon allein durch abnorme Schwächung des einen Gewebes kann das andere das Uebergewicht gewinnen und sich auf Kosten des Raumes des geschwächten entfalten. So thun dies nach Thiersch[1]) im Alter die Epithelien in Folge der Schwächung des Bindegewebes; so erklärt Cohnheim[2]) das Einwachsen der Blutgefässe in alten geschwächten Knorpel,

---

1) Thiersch, Der Epithelialkrebs, namentlich der Haut. Leipzig 1865.
2) Cohnheim, Allgemeine Pathologie. Bd. I. p. 532.

so dringen nach C. Friedländer[1]) atypische Epithelwucherungen in entzündlich verändertes Bindegewebe ein.

Diese Beispiele demonstriren deutlich, dass das normale Leben an das Gleichgewicht der Gewebe gebunden ist. Das sehen wir auch noch in anderer Weise; wenn z. B. ein Schnitt in die Hornhaut des Auges gemacht wird, so vermehrt sich nach H. v. Wyss[2]) sehr rasch das Epithel derselben und wächst in den entstandenen Spalt des Bindegewebes hinein, bis es ihn erfüllt; dann, allmählich nachfolgend, drängt das nachwachsende Bindegewebe den Epithelzapfen wieder heraus. Wenn eine Wunde vom Rande des Substanzverlustes her nicht rasch genug mit Epithel überhäutet wird, wächst bekanntlich das Granulationsgewebe als sogenanntes wildes Fleisch an der offenen Stelle heraus, während es am Rande durch den ganz feinen neugebildeten Epithelsaum in den normalen Schranken zurückgehalten wird.

Da Mangel des Gleichgewichts zwischen den verschiedenen Geweben sehr rasch zum Tode der Individuen und somit zur Elimination derselben und ihrer nachtheiligen Qualität aus der Reihe der Lebenden führt, so mussten in den überlebenden Individuen blos Zustände des Gleichgewichts der Gewebe übrig bleiben und so eine harmonische Einheit des ganzen Organismus durch Selbstelimination des Abweichenden gezüchtet werden. Das so entstandene Gleichgewicht wurde aber blos für eine gewisse normale Lebensbreite erworben und kann durch Veränderung der Bedingungen leicht gestört werden. Sind z. B. die Bindesubstanzen abnormer, nicht durch eigene Thätigkeit bewirkter Vergrösserung der Blutzufuhr längere Zeit unterworfen, wie z. B. bei chronischen Unterschenkelgeschwü-

[1]) C. Friedländer. Ueber Epithelwucherung und Krebs. Strassburg 1877.

[2]) Virchow's Archiv. Bd. 69. p. 24.

ren, so wuchert das Bindegewebe der Haut, zuweilen auch der darunterliegenden Muskeln, und bringt dann die letzteren an den betreffenden Stellen zum Schwund.

Ob nun aber gegenwärtig im ganzen normalen Leben solches Gleichgewicht besteht, oder ob nicht vielleicht im Embryo manchmal das eine Gewebe über das andere activ siegen muss, um die normalen Bildungen herzustellen, ist schwer zu beurtheilen. Boll[1], der dies auf eine histologische Beobachtung an der Lunge hin sofort als allgemeines Princip der ganzen embryonalen Entwickelung kategorisch aufgestellt hat, bekundet aber in seiner Arbeit, dass er gar keine Vorstellung von den Methoden gehabt hat, welche nöthig sind, derartiges überhaupt festzustellen. So stützt sich denn auch sein Schluss, dass das Bindegewebe, in die specifischen Theile der Organe activ einwuchernd, an manchen Stellen in den letzteren die normale Structur ausbilde, während an anderen Stellen das Gleiche durch die umgekehrte Wechselwirkung entstehe, auf eine durchaus zweideutige Beobachtung. In diesem Sinne ist von ihm der Ausdruck: Kampf der Gewebe angewendet und in die Literatur eingeführt worden. Da sich wohl Niemand finden wird, der diese einseitige Auffassung der Morphogenese vertheidigen wird, so wäre es unnütz, weiter darauf einzugehen, und so mag denn auch die Arroganz des Verfassers in der Beurtheilung der Leistungen unserer verdientesten Männer, die nur in der Dürftigkeit der ganzen Ausführungen seiner Arbeit ein Aequivalent findet, ungerügt bleiben. Soweit Richtiges an seiner Auffassung ist, nämlich soweit er meint, dass im Embryo nicht immer ein gleichmässiges sich neben einander Entwickeln der Theile stattfindet, sondern dass oft bei der Gestaltung der neuen Formen bald der eine, bald der andere Theil eine mehr

1) Boll, Das Princip des Wachsthums. Berlin 1876.

active oder mehr passive Rolle spielt, war es bereits von Früheren erkannt und die Erforschung dieser Verhältnisse im Einzelnen mit den Methoden zur genauesten Topographie des Geschehens von His in Angriff genommen worden.

Da die specifisch fungirenden Gewebe immer in Stützgewebe, welches zugleich die Ernährungsgefässe einschliesst, eingebettet sind und dadurch von anderen specifischen Theilen desselben Organes, z. B. den zugehörigen Nerven, getrennt werden, so muss der Kampf der specifischen Gewebe immer zunächst mit dem Bindegewebe stattfinden. Es scheint aber, dass letzteres auch im Erwachsenen noch an vielen Stellen eine Tendenz zu fortwährender Vermehrung hat, denn wenn irgendwo in Drüsen, Nervensystem oder Muskeln die specifischen Theile zu Grunde gehen, so pflegt die interstitielle Bindesubstanz zu hypertrophiren und den frei gewordenen Raum mehr oder minder einzunehmen. Besonders beweisend sind derartige Vorkommnisse bei den strangförmigen Degenerationen des Rückenmarkes, weil hier mit Sicherheit die Bindegewebshypertrophie als secundäre Erscheinung nach der Atrophie der nervösen Theile aufgefasst werden kann, da einmal die Affectionen noch im Stadium der blossen Atrophie beobachtet worden sind, andererseits aber, weil primäre Erkrankung des Bindegewebes längs einzelner Nervenbahnen des Rückenmarkes oder Gehirnes bei der gleichmässigen Beschaffenheit der Bindesubstanz nebeneinander liegender Nervenbahnen absolut unverständlich wäre. Das schliesst aber natürlich nicht aus, dass am ersten Entstehungsorte, wie für die Rückenmarksschwindsucht wohl in manchen Fällen angenommen werden muss, der Process in der Bindesubstanz begonnen hat; aber das strangweise Weiterschreiten des Processes erfolgt dann von den hier zerstörten nervösen Theilen aus, und daran schliesst sich die strangförmige compensatorische Hypertrophie der Stützsubstanz[1]). Dasselbe findet statt bei jeglichem Substanz-

verlust durch Verwundung. Der Ersatz des Verlorengegangenen durch Bindegewebe wird zwar in diesem letzteren Falle gewöhnlich als »Regeneration« bezeichnet, verdient aber diese Bezeichnung deshalb nicht, weil dabei die normale Structur der Stelle nicht wieder hergestellt wird. Der Vorgang ist also nicht mit der auf Erhaltung embryonaler Eigenschaften in den Zellen beruhenden Regeneration niederer Thiere, z. B. der Amphibien, vergleichbar, welche nach Entfernung eines Körpertheiles denselben wieder selbst bis auf die Speciescharaktere normal herstellt.

Im erwachsenen Individuum scheint ein Kampf der Gewebe als normaler Process blos noch vorzukommen in den Knochen, indem hier die Zerstörung des Alten unter dem Einwachsen von Capillarschlingen stattfindet, welchen die von Kölliker[2] in ihrer Function erkannten grossen vielkernigen Zellen, die Osteoklasten oder Myeloplaxen, durch Auflösung der Knochensubstanz den Weg bahnen. Aehnliches findet im embryonalen und jugendlichen Individuum bei der der Verknöcherung vorangehenden Zerstörung der knorpeligen Skelettheile statt. Auch kommt gelegentlich ein physiologischer Kampf der Gewebe noch an anderen Stellen vor. So hindert z. B. nach W. Krause[3] der Musculus transversus menti, wenn er ausgebildet ist, die Ansammlung von Fett im Unterhaut-Bindegewebe an der Stelle, wodurch alsdann das Grübchen im Kinn entsteht.

Trotz dieser im Allgemeinen geringen und, wie wir sahen, die Entwickelung und Kräftigung des Organischen nicht fördernden Wirkungsweise des Kampfes der Gewebe kann derselbe

---

1) Siehe z. B. Schiefferdecker, Virchow's Archiv. Bd. 67, und A. Strümpell, Archiv für Psychiatrie von Westphal. Bd. 10 u. 11.

2) Würzburger physik.-med. Gesellschaft, Sitzungsber. 1872. Gleichzeitig entdeckte G. Wegner dieselbe Function dieser Zellen in Fällen pathologischer Knochenresorption. Siehe Virchow's Archiv. Bd. 56.

3) W. Krause, Handb. der menschl. Anatomie. Bd. 3, p. 91.

in einer Beziehung doch noch von grösserer, direct nützender Bedeutung werden. In dem Falle nämlich, dass die Gewebe die Eigenschaft haben, blos durch Reize ihre Kräftigung zu erhalten. wird bei ausschliesslicher Einwirkung der functionellen Reize der Kampf der Gewebe sofort zu einem Kampfe der Functionsstärke der Gewebe und er wird als solcher bestrebt sein, jedem Gewebe die für den Gebrauch, den das Ganze von seiner Function macht, nöthige Dimension zu geben. Wenn z. B. durch stärkeren Reiz zur Thätigkeit das Drüsengewebe zur Vermehrung angeregt wird, so werden durch diese Vermehrung auch das stützende Bindegewebe und die Blutgefässe zu entsprechender Vermehrung angeregt werden. Das Gleiche gilt von allen anderen Geweben und ihren functionellen Wechselbeziehungen. Diejenigen Gewebe, welche bei einer Aenderung der functionellen Verhältnisse weniger in Anspruch genommen werden als bisher, werden ausser der Inactivitätsatrophie auch noch der Druckatrophie durch die stärker den Raum beanspruchenden Nachbartheile verfallen.

Es wird damit der Kampf der Gewebe zu einem alle quantitativen Verhältnisse im Körper direct regulirenden Princip, zu einem Principe der functionellen Selbstgestaltung der zweckmässigsten Grössenverhältnisse.

Dies setzt aber, wie erwähnt, voraus, dass die Gewebe im erwachsenen Organismus ihre Kräftigung blos noch durch die functionellen Reize erhalten, mit der Zunahme derselben also zu stärkerer Entwickelung und zu stärkerem Widerstand gegen die Nachbarn gekräftigt, mit der Abnahme derselben zur Verringerung dieser Eigenschaften geschwächt werden.

Ob und wie weit wir berechtigt sind, Geweben des thierischen Organismus derartige wichtige Qualitäten zuzuschreiben, wird im III. Kapitel ausführlicher erörtert werden.

### 4. Der Kampf der Organe.

Auch im Kampfe der Organe sind es wieder heterogene Theile, welche mit einander um den Raum und vielleicht auch um die Nahrung zu streiten haben. Die nächste Folge wird daher auch hier wieder die sein, dass blos solche Verhältnisse bestehen können, in welchen diese chemisch und physiologisch ganz ungleichwerthigen Theile sich morphologisch das Gleichgewicht zu halten vermögen: denn wenn einer in seiner Wachsthumskraft so stark wäre, dass er die anderen verdrängte, so würde das Ganze zu Grunde gehen. Wenn der Kampf der Organe somit das Gute hat, dass er Unhaltbares aus der Reihe des Lebenden rasch entfernt, so muss auch daran gedacht werden, dass er zugleich im Stande sein kann, manche vielleicht das stärkste für den Organismus leistenden Verbindungen zu unterdrücken, wenn sie morphologisch kräftiger sind als die der anderen Organe.

Eine Wechselwirkung der Organe auf einander ist lange bekannt und in mannigfacher Weise gewürdigt worden; aber nicht als züchtender Kampf um den Raum. So ist die gegenseitige Beeinflussung der Eingeweide in ihrer Gestalt, besonders die passive Abhängigkeit der Gestalt der Leber von ihren Nachbarorganen, schon von Vesal, Cruveilhier und neuerdings von Braune, Toldt und Zuckerkandl, His[1]) und Anderen beobachtet und hervorgehoben worden und Th. Rott[2]) fand, den Beweis ergänzend, dass beim Fehlen der rechten Niere und Nebenniere auch die normal vorhandene, diesem Organe entsprechende Grube in der Leber fehlte. Bei den Fischen sieht man noch mehr die vollkommene Abhängigkeit der Ge-

1) S. His, Archiv für Anat. u. Physiologie. 1878.

2 Verhandlungen der Physik-med. Ges. in Würzburg. N. F. XIII. 1879. p. 125 ff.

stalt der Leber von den Nachbarorganen, indem hier die Leber oft weit zwischen den Darmschlingen, die von letzteren gelassenen Lücken abgussartig ausfüllend, nach hinten reicht. Ebenso zeigt sich bekanntlich die Lunge in ihrer Gestalt abhängig von der Brustwand, vom Herzen und von der Gestalt der Zwerchfellkuppel; die Nebenniere ist abhängig von der Niere, die Milz von Magen und Darm und das Grosshirn plattet die Hemisphären des Kleinhirns ab. Sehr interessant und morphologisch wichtig ist die Abplattung der Muskeln z. B. der Wadenmuskeln aneinander. Bei angeborener abnormer Grösse der Zunge werden die Schneidezähne durch den Druck des Organes allmählich nach vorn gebogen, und wenn ein Zahn ausgezogen ist, rücken seine beiden Nachbarn allmählich näher gegen einander und verkleinern so die Zahnlücke. Es liessen sich noch viele solcher gegenseitiger Beeinflussungen anführen. Das für uns Wichtige an ihnen ist, dass diese Beeinflussung zur möglichsten Ausnutzung des Raumes geführt hat, und dass danach nun eine Vergrösserung des einen Organes zumeist nur auf Kosten des anderen geschehen kann, sobald das letztere nicht die Kraft hat, dem Wachsthumsdruck des anderen zu widerstehen und das andere zu zwingen, sich blos noch aussen zu vergrössern.

Falls, wie schon beim Kampf der Gewebe erwähnt und angenommen wurde, die Gewebe die Eigenschaft haben, durch den functionellen Reiz ihre Kräftigung zu erfahren, so wird damit der Kampf der Organe in gleicher Weise wie der Kampf der Gewebe zu einem sehr nützlichen Principe, zufolge dessen einmal die Organe so gross sich entwickeln, als dem Bedürfniss des Organismus entspricht, und zweitens bei Verringerung des Gebrauchs nicht blos der einfachen Inactivitätsatrophie verfallen, sondern, von ihren stärkeren Nachbarn direct beeinträchtigt, rasch bis auf jenes Volumen verkleinert werden, welches allein noch durch den Grad seiner Function für den Organismus

von Nutzen ist und durch diesen Grad der Function die Kraft erhält, weiteren Verkleinerungen durch die Nachbarorgane Widerstand zu leisten. Letzteres zeigt z. B. der Musculus plantaris der Wade, welcher beim Menschen, entsprechend der Verringerung seiner Function, zu einem ganz geringen, in seiner Gestalt von den beiden anderen Wadenmuskeln abhängigen Gebilde reducirt ist, trotzdem aber in seinem erhaltenen Reste ein durchaus frisches, leistungsfähiges Aussehen zeigt. Daraus folgt ferner von selber, dass fast nicht gebrauchte Organe an Stellen, wo sie keine Concurrenz um den Raum zu bestehen haben, sich längere Zeit erhalten können, wie wir dies bei den Ohrmuskeln des Menschen sehen.

Ich glaube, dass durch diesen directen Kampf der Organe um den Raum manche derjenigen Erscheinungen, welche Darwin unter dem Principe der Oeconomie des Wachsthums zusammenfasst[1], auf näherem Wege sich erklären, als wenn, wie Darwin als Hauptfactor ihrer Entstehung annimmt, die Organe vorwiegend durch Auslese aus zufälligen Variationen die den jeweiligen Umständen angemessene Reduction ihrer Grösse erfahren hätten.

Ausser um den Raum kann der Kampf der Organe auch noch um die Nahrung stattfinden. Und in dieser Beziehung scheint er schon längst erkannt und auch richtig aufgefasst gewesen zu sein, denn schon Goethe und Geoffroy St. Hilaire haben gleichzeitig ein Gesetz der Compensation des Wachsthums aufgestellt, welches besagt, dass, wenn viel organische Substanz zum Aufbau irgend eines Theiles verwandt wird, anderen Theilen die Nahrung entzogen wird und sie damit reducirt werden. Darwin[2] erkennt diesem Gesetz

1) Darwin, Entstehung der Arten. p. 162.
2) Darwin, Das Variiren der Pflanzen. Bd. II. p. 403.

neben der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl eine nur geringe Wirkung zu, indem er sagt:

»Da der Zufluss organisirter Substanz nicht unbegrenzt ist, so kommt zuweilen das Princip der Compensation mit in Thätigkeit, so dass, wenn ein Theil bedeutend entwickelt wird, benachbarte Theile oder Functionen ganz reducirt werden. Dieses Princip ist aber wahrscheinlich von viel geringerer Bedeutung als das allgemeinere der Oeconomie des Wachsthums.«

Eine solche Wirkung braucht nicht blos auf dem Wege collateraler Blutentziehung stattzufinden, indem mit der Erweiterung der Gefässe des einen Organes die der Nachbarorgane dadurch ceteris paribus weniger Blut zugeführt erhalten; sondern es scheinen derartige Wechselwirkungen auch in ganz anderer Weise vor sich gehen zu können. So kommt bekanntlich bei Frauen, welche Jahre lang stillen, eine Krankheit, die sogenannte Osteomalacie, Knochenerweichung, vor, darin bestehend, dass bei der fortwährenden Abfuhr von Kalksalzen durch die Milchdrüsen den Knochen der Mutter die Kalksalze aus der Nahrung vorweggenommen werden, so dass die fortwährend neu gebildete Knochensubstanz weich bleibt und schliesslich, wenn die alte Knochensubstanz ganz durch die neue kalklose ersetzt worden ist, die Knochen von wachsartiger Weichheit sind und sich in jede beliebige Form verbiegen. Hier findet also der Kampf der Milchdrüsen mit den Knochen dadurch statt, dass die Zellen der ersteren die Kalksalze stärker aus dem Transsudate anziehen als die Knochengrundsubstanz und sie so der letzteren vorwegnehmen.

## Uebersicht der Leistungen des Kampfes der Theile.

In dem vorstehenden Kapitel wiesen wir zunächst darauf hin, dass die Entwickelung der Organismen zwar nach im

Grossen gültigen, festen Gesetzen erfolgt, aber trotzdem nicht Constantes liefert, sondern schon in der Keimanlage und in der embryonalen Entwickelung durch äussere Einwirkungen alterirt wird nnd noch mehr in der postembryonalen Entwickelung, so dass eine Variabilität in allen Theilen angenommen werden musste, welche in dem thatsächlich beobachteten Verhalten ihre Bestätigung fand. Ferner führten wir aus, dass in Folge derselben die Vererbung nicht bis zur Bestimmung des letzten Einzelgeschehens gehen kann, sondern sich begnügen muss, allgemeine Normativbestimmungen für das Geschehen zu treffen.

Eine nothwendige Folge dieser Freiheit und der Verschiedenheit der Theile war es, dass im Stoffwechsel nnd Wachsthum die stärkeren Theile die schwächeren durch Entziehung von Raum und eventuell auch von Nahrung beeinträchtigen und sich auf Kosten derselben in höherem Maasse ausbreiten mussten.

Wir sahen danach, dass der Kampf der Molekel nnd der Kampf der Zellen eine Reihe von Qualitäten züchtete, welche in Folge ihres allgemeinen Charakters auch dem Individuum in seinem Kampfe ums Dasein höchst nützlich sind. Dies ist natürlich, da einmal die allgemeinen Eigenschaften, welche im Kampfe den Sieg verleihen, überall dieselben sind und zweitens das Ganze, als die Resultante der Theile, mit ihnen dieselben Bedürfnisse hat und blos durch sie kämpfen kann. Wenn aber die Theile im Kampfe gegen einander sich zu immer höherer Leistungsfähigkeit ausbilden, so muss damit auch ihre Gesammtwirkung entsprechend znnehmen, in der gleichen Weise, wie sich die Leistungsfähigkeit eines Heeres steigert, dessen Offiziere unter einander wetteifern und in welchem immer blos die besten derselben zur Heranbildung des Nachwuchses ausgewählt werden.

Dagegen muss aus der grossen Anzahl dieser im allgemeinen dynamischen Sinne leistungsfähigsten Eigenschaften die

Auswahl des zu besonderen Verrichtungen für den ganzen Organismus, für das Individuum, in seinen Beziehungen zur Aussenwelt Passenden natürlich einzig und allein durch den Kampf ums Dasein unter den Individuen stattfinden.

Die Individuen stellen somit blos Specialfälle und Combinationen dessen dar, was im Kampf der Theile sich zu erhalten fähig ist, während diejenigen im Kampf der Theile erhaltungsfähigen Substanzen, welche nicht für die Erhaltung des Ganzen in seinem Kampfe mit der Aussenwelt sich eigneten, mit ihren Trägern aus der Reihe des Lebenden eliminirt wurden.

Nahmen wir noch an, dass unter den vorgekommenen Variationen der organischen Substanzen auch solche gewesen seien, welche auf Zufuhr von Reizen in ihrer Assimilationsfähigkeit erhöht wurden, auf welche also der Reiz eine trophische, die Ernährung fördernde Wirkung direct oder indirect ausübt, so sahen wir, dass diese Qualitäten siegen mussten. Der Kampf der Molekel und der Zellen musste alsdann die Fähigkeit, auf Reize zu reagiren, immer höher steigern und eventuell konnte auch eine Fähigkeit zur Uebercompensation des durch den Reiz Verbrauchten sich ausgebildet haben, welche ihrerseits zur Arbeitshypertrophie führte, wie umgekehrt der Umstand, dass der Reiz schliesslich zum unentbehrlichen Lebensreiz werden musste, beim Ausbleiben desselben zur Inactivitätsatrophie Veranlassung gab. Diese beiden Qualitäten sind dann im Stande, alle quantitativen Verhältnisse im Organismus nach dem Maasse des Bedürfnisses von selber zu reguliren.

Ausserdem ergab sich bei der Annahme der trophischen Reizwirkung aus dem Kampf der Theile auch gleich das Princip der fortwährend sich steigernden Differenzirung, weil nur diejenigen Verbindungen durch Einen Reiz am meisten gekräftigt werden können, welche blos an ihn allein, nicht auch

noch in gleich vollkommener Weise an andere Reize angepasst sind, und weil daher an einen sich wiederholenden Reiz vollkommen angepasste Eigenschaften, wenn sie einmal in Spuren aufgetreten waren, die Herrschaft gewinnen mussten.

Ferner folgerte, dass mit der grösseren Ausbreitung, welche neu auftretende stärkere Qualitäten durch den Kampf der Molekel nnd der Zellen erlangen, einmal für Homogenität der Zusammensetznng innerhalb der Zellen und der Gewebe gesorgt wird, andererseits aber, was wichtiger ist, die neu auftretende Variation mit der grösseren Verbreitung gleich zu grösserer Bedeutung gelangt, so dass eventuell ihr Nutzen gleich erheblicher, ausschlaggebender im Kampf der Individuen werden kann oder im entgegengesetzten Falle, wenn die Eigenschaft nachtheilig ist, die damit beladenen Individuen sofort aus der Reihe der Lebenden ausgeschlossen werden.

Andere sind dagegen die Leistungen des Kampfes der Gewebe unter einander nnd ebenso die des Kampfes der Organe. Der Kampf dieser Theile führt durch Selbstelimination zum alleinigen Ueberbleiben von Organqualitäten, welche sich im Körper morphologisch das Gleichgewicht zu halten vermögen, und ferner noch ebenfalls wieder zur möglichsten Ausnutzung des Raumes. Bei Annahme der Stärkung der Gewebe durch Reize bewirkt er ausserdem noch die Selbstregulation der quantitativen Entfaltung der Gewebe und der Organe nach den Bedürfnissen des Ganzen.

Durch jede der vier Kampfesstufen werden demnach die functionell nöthigen Grössenverhältnisse von selber ausgebildet, nach der Seite der Vergrösserung durch Stärkung der Ernährungsfähigkeit, nach der Seite der Verkleinerung durch Schwächung derselben und durch directe Beeinträchtigung im Kampfe um den Raum mit dem stärker Gebrauchten.

Schliesslich wurde noch kurz angedeutet, dass die so im

Kampfe der Theile erworbenen Reactionseigenschaften auch zur directen functionellen Selbstgestaltung nöthiger und höchst zweckmässiger Formverhältnisse fähig seien, und wir versprachen, die Gründe für die Annahme der Existenz solcher unschätzbar wichtigen Eigenschaften darzulegen, was im folgenden Kapitel geschehen wird.

Wenn man, wie bisher geschehen, alle guten Eigenschaften eines Organismus blos von der directen Auslese in dem Kampf ums Dasein unter den Individuen ableitet, so ist dies dasselbe, als wollte man ausser den direct zur Wehrfähigkeit gehörigen auch alle anderen guten Einrichtungen eines Staates in Regierung, Gesetzgebung, Verwaltung, Wissenschaft, Kunst, Handel und Gewerbe und auch in der Leistungsfähigkeit der Vertreter dieser Stände allein auf den Kampf mit den kriegerischen Nachbarn zurückführen. Mit diesem Gleichniss glaubte ich schon vor zwei Jahren[1] die Bedeutung des Kampfes der Theile zwar kurz, aber verständlich angedeutet zu haben. Denn wem möchte nicht einleuchten, dass die Concurrenz und der Wettkampf der Vertreter desselben Standes und auch die regulirende Wechselwirkung der verschiedenen Stände auf einander mit zu den mächtigsten Factoren des stetigen Fortschrittes gehören? Wie weit würden wir ohne diesen Wettkampf der Einzelnen blos durch den Kampf mit den Nachbarstaaten gekommen sein?

[1] Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. XIII. N. F. VI. p. 336.

## III.

### Nachweis der trophischen Wirkung der functionellen Reize.

Von den im vorstehenden Kapitel angeführten Eigenschaften, welche im Kampf der Molekel und im Kampf der Zellen siegen müssen, wird das thatsächliche Vorhandensein derjenigen, welche einfach im Stoffwechsel siegen, welche also sich mit dem vorhandenen Nahrungsmaterial am besten nähren und am wenigsten verbrauchen, Niemand bestreiten. Einmal, weil die Prämisse, der Stoffwechsel, eine unzweifelhafte Thatsache ist, mit welcher auch der Sieg des in demselben Begünstigteren eine Nothwendigkeit wird, und zweitens, weil die hochgradige Leistungsfähigkeit des Organismus, wie sie uns die Physiologie erkennen lässt und uns den Organismus als die die zugeführte Spannkraft am meisten ausnutzende Maschine hinstellt, direct beweist, dass solche vorzüglichen Eigenschaften vorhanden sind. Es ist aber wohl genügend dargelegt worden, dass, wenn diese Eigenschaften vorhanden sind, sie durch den Kampf der Theile ihre Ausbreitung gewonnen haben müssen, und dass durch den Kampf der Individuen blos diejenigen Specialfälle derselben, welche für die äusseren Bedingungen der organischen Species die günstigsten sind, ausgelesen werden konnten. Diese Eigenschaften sind zudem rein physiologische und ohne direct gestaltende Wirkung, so dass wir keine Veranlassung haben, weiter

auf sie einzugehen. Trotzdem soll über die Arten ihres Vorkommens in den Organismen, sowie über die Momente, welche den betreffenden Organen ihre Gestaltung verleihen, im IV. Kapitel noch Einiges aufgeführt werden.

Anders ist es dagegen mit der Annahme, dass Substanzen oder richtiger Processe in den Organismen vorhanden seien, welche durch zugeführte Reize in der Assimilation gekräftigt werden und daher die Herrschaft in den bezüglichen Theilen des Organismus gewinnen müssen, sofern diese Reize während des ganzen Lebens wiederkehrend einwirken. Dass solche Eigenschaften, wenn sie einmal auftreten, siegen müssen, glaube ich im vorigen Kapitel gleichfalls genügend dargelegt zu haben: es bleibt demnach noch der Nachweis zu liefern, dass solche Eigenschaften in den Organismen vorkommen, ehe schliesslich zu einer aphoristischen Darstellung der speciellen Leistungen derselben bei der Entwickelung des Thierreiches geschritten werden kann.

Infolge der Schwierigkeit des Existenznachweises derartig qualificirter Stoffe wird es das Beste sein, wenn wir, um ihr Vorhandensein erkennen zu können, zunächst die allgemeine Wirkungsweise derselben ableiten und mit den thatsächlich vorliegenden Verhältnissen vergleichen.

Processe, welche unter Reizeinwirkung in ihrer Assimilation stärker gekräftigt werden, als dem erhöhten Verbrauche entspricht, bei welchen also die Fähigkeit der Uebercompensation, diese ursprünglich allgemeine Fähigkeit des Wachsthums trotz der Abhängigkeit bestehen geblieben ist, werden sich mit der Häufigkeit, also mit der grösseren Menge des Reizes zu grösserem Volumen entfalten oder insubstantiiren. Es wird also eine quantitative Selbstregulation der Grösse der Organe nach der Grösse des ihnen zugeführten Reizes stattfinden. Im Organismus sind nun bekanntlich die Theile

vor fremden Reizen geschützt, abgesehen von der inneren und äusseren Oberfläche. Die Reize, welche wirken, sind somit blos die functionellen Reize, so der Impuls für Ganglien-, Nerven-, Muskel- und manche Drüsenzellen. Druck und Zug für die Binde- oder Stützsubstanzen, für Knochen, Knorpel, Bindegewebe und elastisches Gewebe.

Es wird also, wenn die Anpassung an den ausschliesslich einwirkenden Reiz durch den Kampf der Theile erfolgt ist, jedes Organ um so grösser sich entfalten, je häufiger der Reiz einwirkt. Da diese Reize aber blos infolge der Thätigkeit des ganzen Organismus stattfinden, indem sie alle direct oder indirect von dem Reizcentrum in dem Gehirn abhängen, so werden sie eben blos das für den ganzen Organismus Zweckmässige hervorbringen, also direct das Zweckmässige für die Erhaltung des Individuums gestalten, wie dies bekanntermassen in den genannten Organen nach Lamarck, Darwin und Anderen nach der Darlegung im Kapitel I stattfindet. Wir erinnern für die Grösse solcher Uebercompensation an die Untersuchungen von Volkmann[1], welche angaben, dass die Blutgefässe das Zehn- bis Vierzehnfache ihrer normalen Spannung auszuhalten vermögen; von den Muskeln weiss jeder, dass, wenn er in der Jugend mit zehnpfündigen Hanteln zu üben angefangen hat, welche er nur mit grösster Willensanstrengung in gewisser Weise zu heben vermochte, er dies nach einiger Zeit mit Leichtigkeit kann und jetzt bei derselben stärksten Willensanstrengung vierzehn- oder sechzehnpfündige Hanteln zu bewegen vermag. Ebenso ist durch alltägliche Erfahrung bekannt, dass die Knochen und Bänder normaler Weise viel grössere Belastungen auszuhalten vermögen, als an welche sie durch gewohnten Gebrauch angepasst sind. So finden wir in

[1]) Volkmann, Haemodynamik. p. 290.

der Uebercompensation die erste Uebereinstimmung des Thatsächlichen mit dem von der hypothetischen Eigenschaft zu Leistenden.

Ist die Anpassung an den Reiz eine so vollkommene, dass derselbe zum unentbehrlichen Lebensreiz geworden ist, dass ohne ihn die Assimilation und die Erhaltung der normalen Qualität überhaupt nicht stattfindet, so wird ein Weiteres sich ergeben. Die organischen Theile werden sich blos da erhalten und ausbilden können, wo der Reiz wirkt: und wo ferner der Reiz in bestimmter Gestalt auftritt, wird eine Ausgestaltung der Reizform stattfinden: die Organe werden die Gestalt und die Structur des Reizes annehmen müssen. Wirkt z. B. der Reiz, wie in den Knochen, vorzugsweise in gewissen Richtungen, so werden die in diesen letzteren liegenden Mutterzellen am meisten zur Bildung von Knochensubstanz angeregt werden, und da sie mit Uebercompensation arbeiten, wird bald in diesen Richtungen so viel Knochensubstanz gebildet sein, dass sie allein den Reiz aufnehmen und verzehren; während die in anderen Richtungen gelegenen Theile, wenn sie überhaupt gebildet worden waren, infolge der Reizentziehung nicht wieder regenerirt werden können, also dauernd in Wegfall kommen. So entlastet jedes vorhandene Knochenbälkchen seine nächste Umgebung. Und wenn die am stärksten gebrauchten Richtungen durch Substanz unterstützt sind, so werden sie infolge der Uebercompensation auch fähig sein, die Anspannungen in anderen seltener und schwächer gebrauchten Richtungen auszuhalten und dieselben zu entlasten.

Das Gleiche wird beim Bindegewebe, überhaupt bei allen Organen und Geweben, welche eine blos mechanische Function haben, und deren Reiz also eine bestimmte innere und äussere Gestalt hat, wie sie uns die graphische Statik kennen lehrt, stattfinden.

Wäre eine Fascie aus ganz verwirrten Fasern zusammengesetzt, so würden diejenigen Zellen und Fasern, welche in der Richtung stärksten Zuges liegen, am meisten gedehnt, also gekräftigt und, am meisten Intercellularsubstanz ausscheidend, allmählich immer mehr den anderen Zellen den Reiz entziehen, wodurch diese an ihrer eigenen Regeneration und der ihrer Fasern verhindert werden, so dass sie schliesslich schwinden und die Fasern in den das stärkste leistenden Richtungen allein übrig bleiben. Hat das Gewebe von vornherein die Eigenschaft, blos unter der Einwirkung des Reizes gebildet zu werden, so werden derartige falsch gelagerte Fasern nur in den Anfangsstadien und nur schwach entwickelt vorkommen.

Für beide Organsysteme trifft, wie oben gezeigt, alles vollkommen zu; sie haben die Structur, welche den Druck- und Zuglinien entspricht.

Ob der Reiz etwa auch in den Muskel-, Drüsen-, Sinnes- und Ganglienzellen sich in bestimmter Weise verbreitet und daher eine bestimmte innere Structur dieser Theile hervorzurufen fähig sein kann, lässt sich zur Zeit nicht beurtheilen, und wir können somit die vorhandene Structur der betreffenden Theile in keine hierher gehörige Beziehung zu ihrem functionellen Reize bringen.

Es war im vorigen Kapitel dargelegt worden, dass, wenn überhaupt Reizanpassung stattfindet, an verschiedene Reize auch verschiedenartige Anpassungen stattfinden müssen. Und da der Reiz, sobald er ein organisches Gebilde trifft, durch dasselbe verändert wird, so muss in dem Falle, dass er wie bei den Sinnesorganen nicht verzehrt, sondern weiter geleitet wird, immer weiter gehende Differenzirung durch Anpassung an immer feiner unterschiedene Reizqualitäten stattfinden. Es wird also nicht blos für jeden öfter wiederkehrenden Sinnesreiz eine besondere Qualität

der percipirenden Elemente sich ausbilden müssen, sondern es wird auch eine ganze Reihe den Reiz beim Durchlaufen allmählich umformender Zellen entstehen müssen, wenn nicht schon die erste aufnehmende Zelle die Fähigkeit besitzt, ihn in die den Bewusstseinszellen adäquate Form zu verwandeln. Es ist dies ein Verhalten, welches uns die mehrfachen Unterabtheilungen, in welche die Umsetzung der Lichtbewegung abgegliedert ist, so dass ausser der Sinneszelle noch drei Ganglienzellen in der Netzhaut durchlaufen werden, ehe der Reiz die zur Fortleitung und zur Verarbeitung im Gehirn geeignete Qualität erlangt hat, thatsächlich vor Augen stellt.

Es wäre beim Vorhandensein der supponirten Eigenschaft ferner erforderlich, dass mit der Zeit auch an die Reizintensitäten, soweit sie regelmässig wiederkehren, besondere Anpassungen durch Züchtung gerade auf diese vorhandenen Reizstärken am stärksten reagirender Substanzen hätten stattfinden müssen. Dies ist nun bekanntlich auch bei den Reizorganen, den Muskeln, Drüsen, Nerven und Sinnesorganen, in ausgeprägtem Maasse der Fall, denn sie alle reagiren blos auf bestimmte mittlere Reizstärken am vollkommensten in ihrer specifischen Weise, auf erheblich grössere oder geringere Intensitäten aber relativ viel schwächer: bei den Muskeln giebt sich dasselbe Verhalten auch noch in einem besonderen Formverhältniss kund, welches ich anderen Ortes ausführlich zu erörtern gedenke.

Die Uebereinstimmung dieser eventuellen Leistungen trophisch durch die Reize beeinflusster Substanzen mit den thatsächlichen Verhältnissen in den Organismen, insbesondere die Uebereinstimmung der Structur der Knochen und der Fascien mit den Spannungslinien, welche, wie im Kapitel I gezeigt, nicht durch Auslese nach Darwin erklärt werden kann, be-

weist meiner Meinung nach für diese Substanzen sehr evident die ihnen von uns supponirte Qualität.

Für die anderen Gewebe, für die Muskeln, Drüsen, Nerven, Ganglien- und Sinneszellen kann ich indessen das Angeführte nicht als zum Beweise ausreichend erachten. Für die aus diesen Geweben gebildeten Organe sind indessen noch andere Gründe vorhanden, um auch in ihnen dem functionellen Reize einen die Assimilation stärkenden Einfluss zuzuerkennen.

Für diese activ fungirenden Organe liegt eine grosse Reihe sehr interessanter und wichtiger Beobachtungen vor, von denen wir zunächst diejenigen vorführen werden, welche die Folgen der Reizentziehung nach Durchschneidung der den Reiz zuführenden Nerven uns erkennen lassen.

Nach Durchschneidung eines Bewegungsnerven atrophirt nach den übereinstimmenden Beobachtungen zahlreicher Untersucher der zugehörige Muskel mit absoluter Sicherheit innerhalb weniger Wochen zu einem bindegewebigen Strang. L. Hermann[1] sagt in Bezug darauf: »Ein beständiger erhaltener Einfluss des Nervensystemes ist durch diese Thatsache erwiesen, so viel auch noch zu ihrem Verständniss fehlt.« Schon nach drei bis vier Tagen nimmt die directe und indirecte Erregbarkeit des Muskels ab. Die Atrophie erfolgt unter Undeutlichwerden der Querstreifung, körniger Trübung, Schwund der specifischen Substanz, Fettkörnchen-Ansammlung und schliesslichem gänzlichen Schwund der specifischen Gebilde. Es findet also unter dem Zugrundegehen des Normalen, Specifischen ein anderer Stoffwechsel statt, von welchem es unbekannt ist, ob er blos ein Stehenbleiben des normalen Stoffwechsels auf niedrigerer Stufe darstellt, oder ob er eine eigene besondere Beschaffenheit besitzt, welche direct der normalen Regeneration

[1] L. Hermann, Handbuch der Physiologie. Bd. I. p. 138.

hinderlich ist. Dieser Process erfährt nach Schiff durch regelmässige elektrische Reizung des der Atrophie verfallenen Organes eine bedeutende Verzögerung. Er kann dagegen in geringerem Grade auch ohne Durchschneidung der Nerven schon durch blosse vollkommene Aussergebrauchlassung des Muskels eintreten, wie dies bei chirurgischen Krankheiten oft genug als Nebenerscheinung, z. B. chronischer Gelenkentzündung oder grosser Geschwülste vorkommt. Es scheint mir daraus hervorzugehen, dass der functionelle Reiz zur Erhaltung der Muskeln unerlässlich nöthig ist, und auch Cohnheim sagt[1]) »Die Elemente der Arbeitsorgane assimiliren blos, wenn sie erregt werden, nicht bei blosser Hyperämie.

Die fundamentale Thatsache, dass Drüsen auf Nerveneinfluss thätig sind, wurde zuerst von C. Ludwig an der Unterkieferdrüse entdeckt und dann von anderen Autoren auf die anderen Speicheldrüsen und in letzterer Zeit von Luchsinger[2]) auf die Schweissdrüsen ausgedehnt.

Können also Reize die Function von Drüsen auslösen, so ergiebt sich aus Versuchen mit Nervendurchschneidung, dass der funktionelle Reiz auch zur Erhaltung der normalen Beschaffenheit der Drüse nöthig ist. Newton und nach ihm Obolensky[3]) fanden nach Ausschneidung des Hodennerven (N. spermaticus) gänzlichen Schwund der Drüsenzellen des Hodens und an ihrer Stelle fettreiches Bindegewebe. Entsprechend beobachteten Bidder[4]) und Heidenhain[5]) nach Durchschneidung der Nerven der Unterkieferdrüse an der letzteren eine sehr rasche Verkleinerung und Verringerung ihrer Consistenz.

---

1) Cohnheim, Vorlesungen über allgem. Pathologie. Bd. I. p. 586.
2) Luchsinger, Pflüger's Archiv f. Physiologie. Bd. 14.
3) Obolensky, Centralblatt f. d. med. Wiss. 1867. p. 497.
4) Bidder, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1867. p. 25.
5) Heidenhain, Stud. a. d. physiol. Inst. zu Breslau. IV. 1868. p. 77.

Bidder erhielt 20 Tage nach der Durchschneidung ein Gewicht der Drüse von 8,7 grm. auf der Seite der Durchschneidung, bei 15,5 grm. auf der normalen Seite. Luchsinger[1]) fand, dass 6 Tage nach der Durchschneidung des Nervus ischiadicus Pilokarpin, welches sonst auch direct auf die Schweissdrüsenzellen wirkt, keine schweisstreibende Wirkung mehr zu erzielen vermag, wohl in Folge einer nach der Durchschneidung eingetretenen Entartung der Drüsenzellen. Dass diese Folgen der Nervendurchschneidung bei Muskeln und Drüsen nicht wohl auf Alteration der Blutzufuhr zurückzuführen sind, wird weiter unten dargelegt werden.

Werden Empfindungsnerven durchschnitten, so atrophirt nach den übereinstimmenden Urtheilen aller Untersucher in gleicher Weise wie nach Durchschneidung von Bewegungsnerven blos das periphere, vom Centrum abgetrennte Stück desselben und zwar in sehr kurzer Zeit, während das centrale Stück und bei den Empfindungsnerven auch die Endorgane, die Sinnesorgane, intact bleiben. Dieses letztere Verhalten ist für den Sehnerven wiederholt, zuletzt von Krause festgestellt worden; für die Tastkörperchen von Langerhans, mit welchem indessen Meissner und Krause nicht übereinstimmen, indem sie in diesen Organen nach Nervendurchschneidung Atrophie gefunden zu haben angeben.[2] Und ebenso sah Colasanti[3]) Degeneration der Riechzellen nach Durchschneidung des Riechnerven eintreten. Indessen die Beobachtungen dieser Verhältnisse sind sehr schwierig und die Folgen eines solchen Eingriffes sind vielleicht complicirter als wir uns gegenwärtig vorzustellen vermögen: deshalb müssen wir das Urtheil noch aufsparen. Jedenfalls aber würde die Erhaltung der Sinnes-

[1]) Luchsinger, l. c. Bd. 15. p. 484.

[2]) S. Hermann, Handbuch d. Physiologie. Bd. II. Abth. 1. p. 127.

[3]) Archiv f. Anatomie und Physiologie. 1875 u. 1878.

organe nach Durchschneidung ihrer Nerven für die von uns vertretene Ansicht sprechen, dass die specifischen Reize zugleich die Erhalter der Lebensfähigkeit seien, da sie hier nach wie vor einwirken. Die experimentelle Abhaltung der Sinnesreize erscheint für die meisten Sinne nicht möglich. Nur am Auge liesse sich die Abhaltung des Lichtes durch Zunähen der Augenlider und Herüberziehen und Zusammennähen der Haut von den Nachbartheilen und im Dunkeln Erhalten des Thieres bewerkstelligen, um zu sehen, ob die Netzhaut danach atrophirt. Dieses Experiment ist noch nicht gemacht, aber vielleicht ist das grosse Experiment der Natur, dass bei Thieren, welche in dunklen Höhlen leben, die Augen entartet oder ganz geschwunden sind, in gleicher Weise zu deuten.

Die Atrophie des peripheren Nervenstückes nach Durchschneidung findet nach Waller[1]) sehr rasch statt und ist sehr vollkommen, indem nicht blos der Achsencylinder und das Nervenmark, sondern nach einigen Tagen auch das Neurilemma (die äussere Nervenscheide) schwindet, während, wie erwähnt, der centrale Stumpf in der Form intact bleibt. Versuche von Vulpian, Schiff[2]) und Anderen mit doppelter Durchschneidung eines Nerven ergaben, dass wiederum blos das noch mit dem Centralorgan in Verbindung stehende Stück erhalten blieb, dass also die Entartung und der Schwund als Folgen der Lostrennung von demselben angesehen werden muss.

Weitere Versuche von Waller mit Durchschneidung der hinteren sensiblen Rückenmarkswurzel zeigten, dass danach der ganze periphere Nerv erhalten blieb, während jetzt der centrale Stumpf entartete, woraus zu schliessen ist, dass die erhaltende Kraft für die Empfindungsnerven nicht von den Ganglienzellen

1) Waller, Philos. transact. 1850. II. p. 423. Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1852. p. 392.

2) Schiff, Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiologie. 1858. p. 122.

des Rückenmarks, sondern von denen des Zwischenwirbelganglion ausgeht. Diese Experimente beweisen mit Sicherheit den erhaltenden Einfluss, welcher von den Ganglienzellen aus auf den Nerven ausgeübt wird. Für die Bewegungsnerven, welche in den Zwischenwirbelganglien keine Verbindung mit Ganglienzellen eingehen, muss dagegen nach den Befunden und nach Analogie mit den Empfindungsnerven die erhaltende Kraft von den grossen Ganglienzellen der Vorderhörner des Rückenmarks ausgehen, da diese Ganglienzellen die einzigen sind, welche mit den Nerven direct in Verbindung stehen. Diese Auffassung wird weiterhin bestätigt durch im Folgenden anzuführende pathologische Vorkommnisse, in welchen Zerstörung dieser Ganglienzellen eingetreten ist. Die centralen Nervenstümpfe erhalten sich nach der Durchschneidung Jahre lang intact, abgesehen davon, dass nach Engelmann auch am centralen Stumpf der Inhalt der Faser immer gleich bis zur nächsten Ranvier'schen Einschnürung zur Gerinnung kommt und abstirbt. Diese Erhaltung soll nach Kühne durch directe Ernährung des Nerven von der Ganglienzelle aus stattfinden. Aber es ist meiner Meinung nach absolut unmöglich, dass ein meterlanges Fädchen von mikroskopischer Feinheit, welches oft stark beschäftigt wird, von Einem Ende aus ernährt wird, noch dazu, da dieses Fädchen selbst wieder aus Hunderten von Einzelfäden besteht, wodurch ein absolut unüberwindlicher Widerstand für Fortbewegung materieller Theile auf grössere Strecken hin entsteht.

Ich halte daher die Annahme der anderen Autoren, dass die Nervenernährung unter dem Eindringen der Nahrung von den Ranvier'schen Einschnürungen aus stattfinde, für wahrscheinlicher und nehme an, dass von den Ganglienzellen blos ein erhaltender Lebensreiz ausgeht.

Es ist noch zu erwähnen, dass an den Nervenenden in

Amputationsstümpfen nicht selten Nervenanschwellungen, Neurome vorkommen, und wir werden sie nach dem Gesagten als durch Stauung des von den Ganglienzellen ausgehenden Lebensreizes, welcher eine vergrösserte Ernährung zur Folge haben wird, entstanden annehmen können, und vielleicht auch directen Erregungen durch mechanische Insulte, von welchen sie von der Amputationsfläche her getroffen werden, einen grösseren oder geringeren Antheil daran zuschreiben.«

Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass die Erhaltung der centralen Stümpfe trotz der scheinbaren Intactheit keine vollkommene ist, denn sie verlieren allmählich ihre Erregbarkeit; somit reicht der von den Ganglienzellen ausgehende Reiz allein doch nicht zur Erhaltung aus, sondern es scheint, dass auch dem specifischen functionellen Reiz zugleich noch eine erhaltende Wirkung zukommt.

Auch lässt sich für die motorischen Nervenstümpfe annehmen, dass sie immer noch schwache functionelle Reize zugeführt erhalten, denn in dem Netzwerk der Rückenmarksganglienzellen irradiiren Reize sehr leicht. Dies erkennt man oft beim Erlernen schwer auszuführender Bewegungen: sehr gewöhnlich bewegt man dabei Muskeln mit, welche zur beabsichtigten Bewegung gar nichts beitragen können. Wie hierbei die Reize in falsche Bahnen sich verbreiten, so werden wohl auch bei Innervation benachbarter Ganglienzellen schwache Reize gelegentlich in die verlassenen Bahnen eindringen. Dies geschieht vielleicht häufiger und allgemeiner, als wir gegenwärtig vermuthen, da wir blos auf Impulse achten, welche stark genug sind, um Contractionen auszulösen; denn es wird vielleicht die folgende Aeusserung Hermann's Bestätigung finden. Er sagt[1]: »Möglicherweise besitzt der Muskel Erregungsgrade, welche sich in chemischen oder galvanischen.

[1] l. c. p. 113.

aber noch nicht in Contractionsvorgängen äussern, und beim Nerven ist es sogar wahrscheinlich, dass er Erregungsvorgänge besitzt, die zur Hervorrufung einer Muskelcontraction nicht ausreichen.«

Es ist noch von Durchschneidungsversuchen zu erwähnen, dass nach Magendie[1] in Folge der Durchschneidung des Sehnerven nicht blos das periphere, sondern auch das centrale Stück degenerirt, worüber Hermann bemerkt, dass vielleicht der Umstand, dass dieser Nerv keine Ranvier'schen Einschnürungen habe, die Ursache sein könne.

Heilen durchschnittene Nerven wieder zusammen, was stets durch Sprossung von dem centralen Stumpfe aus stattfindet, so wird dann auch der inzwischen in fettiger Entartung begriffene periphere Stumpf rasch wieder normal, indem die Fettkörnchen verschwinden und er wieder normal erregbar und leitungsfähig wird. Durch den gewohnten Reiz werden also wohl die specifischen Processe gekräftigt, so dass sie sich wieder stärker insubstantiiren und die anderen Vorgänge zum Schwunde gebracht werden.

Ausser diesen wichtigen experimentellen Thatsachen seien noch einige von den zahlreichen bezüglichen pathologischen Vorkommnissen angeführt, welche gleichfalls die Folgen der Abhaltung des functionellen Reizes vor Augen führen.

Die sogenannte spinale Kinderlähmung, eine Krankheit des Nervensystems, welche hauptsächlich in der Zerstörung der motorischen Ganglienzellen des Rückenmarks besteht, gelegentlich aber auch mit einer Erkrankung der peripheren Nerven beginnt und eine Fernhaltung des functionellen Reizes von den Muskeln zur Folge hat, ist mit hochgradiger Atrophie der den betroffenen Ganglienzellen oder Nerven zugehörigen Muskeln

[1] Hermann. Handbuch d. Physiologie. Bd. II. Abth. I. p. 136.

verbunden. Es geht daraus hervor, dass selbst für jugendliche, noch wachsende Muskeln der functionelle Reiz zur normalen Entwickelung nöthig ist, dass die Entwickelung nicht rein durch vererbte Eigenschaften der Theile stattfindet.

Ferner giebt es eine ganz entsprechende Affection bei Erwachsenen, welche gleichfalls mit atrophischen Lähmungen nach Eichhorst[1]) und Leyden[2]) einhergeht; wie denn überhaupt bei Affection des Rückenmarks die zugehörigen Muskeln der Atrophie verfallen.

Wir schliessen wohl mit Recht aus den vorstehend mitgetheilten experimentellen und pathologischen Beobachtungen, in welchen bei Muskeln und Drüsen nach dem Ausfall des functionellen Reizes Entartung und Schwund eintritt, dass der functionelle Reiz in diesen Organen nicht blos den Stoffverbrauch, die Dissimilation bewirkt, sondern auch, zur Wiederanbildung, zur Assimilation unerlässlich nöthig ist. Und eine ähnliche aber für sich allein zur Erhaltung im Stoffwechsel nicht ausreichende Wirkung muss dem functionellen Reize auch für die Nerven selber zuerkannt werden. Der grössere Antheil an der Erhaltung muss hier aber, wie wir sahen, einem von den Ganglienzellen ausgehenden Reize zukommen.

Eine derartige Wirkung der Reize ist, wie erwähnt, bereits von Hering in neuerer Zeit angenommen und zur Erklärung der Erscheinungen beim Sehen und bei der Wärmeempfindung verwendet worden; nur lässt er in diesen Organen die Assimilation und die Dissimilation jede durch besondere Reize angeregt werden.

Ausserdem aber sind trophische, die Ernährung der Theile stärkende Wirkungen von Reizen, welche zur normalen Er-

---

[1]) Eichhorst, Virchow's Archiv. Bd. 69. 1876. p. 265.

[2]) Leyden, Beiträge zur acuten und chronischen Myelitis. Frerichs und Leyden, Zeitschr. f. klin. Medicin. Bd. 1. p. 404.

nährung nöthig sein sollen, schon länger von den Physiologen angenommen worden. Man denkt sich, dass diese Reize den Theilen durch besondere trophische Nerven zugeleitet werden, und manche Autoren sind geneigt, ihnen ein ausgebreitetes Vorkommen und entsprechend hohe Wichtigkeit zuzuschreiben. Indessen, so sehr mir die trophische Wirkung der Reize richtig zu sein scheint, ebenso sehr muss ich gegen das gesonderte Vorkommen solcher Reize und ihrer Leitungsbahnen Einsprache erheben. Ich schliesse mich darin ganz Sigm. Mayer an, welcher diese Frage in neuester Zeit ausführlich erörtert hat.[1]

Zuerst wurde auf trophische Nerven geschlossen aus den Folgen der Durchschneidung des Trigeminus (des Empfindungsnerven des Gesichts). Es traten danach sehr regelmässig Entzündungen des Auges und Geschwüre in der Mundhöhle auf, welche man auf eine Störung der Ernährungsfähigkeit der Theile bezog. Es ist indessen durch die Untersuchungen vieler Forscher z. B. von Rollett[2], und in letzterer Zeit von Senftleben[3] und Feuer[4] sicher gestellt worden, dass diese Entzündungen eine Folge des Verlustes der Sensibilität und somit des Ausbleibens der Entfernung von Schädlichkeiten durch schützende Reflexbewegungen sind.

Ausser diesen entzündlichen Veränderungen zeigen sich aber noch andere trophische Störungen nach Durchschneidung der Nerven. Schiff[5] fand die Knochen eines Beines dünner, dessen Nerven (N. ischiadicus und cruralis) durchschnitten waren, und die Knochenhaut verdickt, aus mehreren Knochenlamellen bestehend. Aehnliches fanden Vulpian[6] und Kasso-

1) Hermann, Handbuch der Physiologie. Bd. II. Thl. 1.
2) Wiener Sitzungsberichte. Bd. 51. p. 513.
3) Senftleben, Virchow's Archiv. Bd. 65. p. 69; Bd. 72. p. 278.
4) Feuer, Wiener Sitzungsberichte. Bd. 74. p. 63.
5) Schiff, Compt. rend. 1854. p. 1050.
6) Vulpian, Leçons sur l'appareil vasomot. T. II. p. 352. Paris 1875.

witz.[1] Die Verdünnung der compacten Knochen lässt sich wohl eher nach dem Obigen auf mangelnden functionellen Reiz infolge der Lähmung der Muskeln und dadurch bedingte ungenügende Wiederanbildung des physiologisch Resorbirten, auf Inactivitätsatrophie zurückführen, als auf Wirkung besonderer trophischer Nerven, für welche wir anatomisch kein Verständniss haben könnten und physiologisch nicht wüssten, wo dieser gestaltende Reiz producirt werden soll und wie er die richtigen Gestaltungen hervorzubringen vermöchte. Die Selbstgestaltung durch die Wirkung des functionellen Reizes erscheint dagegen das Einfachste und Selbstverständlichste. Die Verdickung der Knochenhaut mit unregelmässiger Knochenbildung lässt sich wohl eher auf die nach Nervendurchschneidung eintretende Erweiterung der Blutgefässe zurückführen, denn es ist Veranlassung, den Knochen und den Bindesubstanzen die Fähigkeit zuzuschreiben, bei vermehrter Blutzufuhr mehr zu wachsen.

Für unsere Ansicht spricht gewiss auch das Resultat von Joseph[2] und L. H. Schulz[3], welche Fröschen nach Durchschneidung der Nerven eines Hinterbeines beide Hinterbeine zur vollkommenen Ruhestellung eingypsten und danach in der That an beiden Beinen die gleichen Veränderungen vorfanden. Ebenso erklärt sich auch das Resultat von Schiff, dass nach Durchschneidung des Plexus ischiadicus (des Beinnervengeflechtes) bei einem Frosche die Verdünnung der Beinknochen ausblieb, welchen er sechs Monate lang täglich galvanisirte; denn dadurch wurden die Muskeln täglich zur Contraction gebracht und so vor Atrophie bewahrt und damit zugleich auch die Knochen unter fast normalen functionellen Bedingungen, unter

---

[1] Kassowitz, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1878. p. 790.

[2] Joseph, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1871. p. 721, u. Archiv f. Anat. u. Physiologie. 1872. p. 206.

[3] L. Herm. Schulz, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1873. p. 708.

der Wirkung des Muskelzuges erhalten. Auch ist es verständlich, dass derselbe Forscher nach Durchschneidung der Nerven einer hinteren Extremität einer trächtigen Hündin nach der Säugungsperiode Osteomalacie (Knochenerweichung) neben Verdünnung blos auf der Seite der Nervendurchschneidung fand. Denn wenn die normale Bildung der Knochensubstanz an die Einwirkung des functionellen Reizes auf die Knochen bildenden Zellen gebunden ist, so musste bei Kalkmangel das gelähmte Bein zuerst betroffen werden.

Ferner nöthigt die nach Durchschneidung der Drüsennerven vorkommende, bereits erwähnte Atrophie der Unterkieferdrüse und des Hodens in keiner Weise zur Annahme besonderer trophischer Nerven, durch welche besondere die Ernährung fördernde Reize zugeleitet werden, wenn, was gewiss das Einfachere ist, angenommen wird, dass der functionelle Reiz zugleich eine die Assimilation stärkende, also trophische Wirkung hat.

Ganz das Gleiche gilt von den entsprechenden Atrophien der Muskeln nach Durchschneidung ihrer Nerven, oder nach krankhafter Entartung derselben oder der Ganglienzellen des Rückenmarks.

Wie sich die vorstehenden Versuche alle durch Inactivitätsatrophie infolge mangelnden functionellen Reizes erklären lassen, ohne Annahme besonderer trophischer Nerven, ebenso ist es möglich, die Resultate der Durchschneidung des Nervus sympathicus (des Eingeweide- und Gefässnervensystems) rein auf Gefässstörungen zurückzuführen, theils durch entstehende Vergrösserung der Blutzufuhr, welche bei den Stützsubstanzen (Bindegewebe und Knochen) jugendlicher und erwachsener Individuen und auch bei den Arbeitsorganen, besonders den Muskeln und Drüsen noch jugendlicher Personen auch bei nicht verstärkter Function zur verstärkten Ernährung ausreicht, theils durch Atrophie infolge entstehender Blutarmuth. Die Ursache

dagegen herauszufinden, warum nach Durchschneidung des Nervus sympathicus bald Verengerung, bald Erweiterung der Blutgefässe und damit bald Atrophie bald Hypertrophie beobachtet worden ist, ist Sache der Physiologie.

Es erhielten dabei Atrophie: Schiff[1] nach Durchschneidung der Nerven für die Fleischlappen der Kehle eines Truthahnes; Legros[2] nach Exstirpation des oberen Halsganglion bei einem jungen Hahn Atrophie des Kammes der entsprechenden Seite; und Brown-Séquard[3] fand nach Durchschneidung des Halssympathicus beim Meerschweinchen das Gehirn dieser Seite deutlich atrophisch geworden; C. Vulpian[4] konnte dies in Einem Falle bestätigen.

Eine Steigerung des Wachsthums erhielten Bidder, Schiff, Sigm. Mayer und Andere.

Vielleicht auch auf vasomotorische Störung zurückzuführen sind die bei Neuralgieen (Nervenschmerzen) und in anderen pathologischen Fällen beobachteten Störungen der Ernährung. So kommen bei Neuralgieen vor: Veränderungen der Zahl, Farbe, Dicke und Verbreitung der Haare, Verdünnung der Haut, Schwund des Fettpolsters, ferner von Hautausschlägen: Herpes, Urticaria, Pemphigus etc. Die gleichen Störungen treten auch bei Anästhesieen (Gefühllosigkeit) infolge peripherer Leitungsunterbrechung der Nerven gelegentlich auf. Infolge peripherer Lähmungen zeigt die Haut oft Atrophie, wird papierdünn, glatt und glänzend an den Fingern und Zehen und neigt zu Decubitus und Ulceration (Verschwärung). Mitchell sah dabei Schwund der Haare, Schiefferdecker dagegen vermehrten

---

1) Schiff, Leçons de la physiolog. de la digest. redigées par E. Levier. II. p. 539. 1867.

2) Legros, Des nerfs vasomot. Paris 1873.

3) Brown-Séquard, Compt. rend. de la soc. de biologie. 1872. p. 194.

4) Vulpian l. c. II. p. 397.

Haarwuchs. Auch kamen dabei Knochenatrophie und Leberaffectionen vor. Aber auch Hypertrophie der Haut, der Nägel und Vermehrung des Haarwuchses sind beobachtet.

Besonders schien für trophische Nerven zu sprechen der bei Verletzungen des Rückenmarkes nicht selten auftretende acute Decubitus (Charcot), der dann auch bei möglichstem Schutz vor Druck und bei grösster Reinlichkeit rasch um sich greift. Aber da hier vor allem die Haut und das unterliegende Bindegewebe abstirbt, an welchem nie Jemand Nerven hat zu den Zellen oder Fasern treten sehen, so ist hier die directe Einwirkung von Nerven, abgesehen von den Gefässnerven, am wenigsten begründet und es ist wohl richtiger, sich für diese Fälle, sowie auch für die Hemiatrophia facialis progressiva (halbseitigen Gesichtsschwund) nach allen denkbaren anderen Ursachen umzusehen, als gleich ein durch sonst nichts bekundetes neues Nervensystem mit unverständlicher Reizquelle und Reizregulation anzunehmen.

Ferner sind noch zu erwähnen Gelenkerkrankungen bei peripheren Lähmungen und bei Verletzung des Rückenmarkes, bei Tabes dorsualis (Rückenmarksschwindsucht), bei spontaner Rückenmarksentzündung und bei halbseitigen Lähmungen durch Gehirnaffection. Diese alle aber lassen sich bei unseren jetzigen geringen Kenntnissen freilich nur mehr oder minder auf die unausbleiblichen Folgen der Lähmung zurückführen und nöthigen nicht zur Annahme besonderer trophischer Nerven. Doch deuten schon die von Schiff, Brown-Séquard und Ebstein[1] gefundenen kleinen Blutaustritte in den Lungen, Magen und im Rippenfell nach Verletzung der Sehhügel, der Streifenhügel und des Pons im Gehirn auf eigenthümliche vasomotorische Störungen als Folgen solcher Veränderungen des Centralnervensystemes hin.

[1] Siehe S. Mayer l. c. p. 208.

Zusammenfassend glaube ich, dass die citirten Veränderungen der Organe durch Nervenaffection bei den Muskeln und Drüsen durch den Ausfall der functionellen Reize bedingt sind, bei allen anderen, den passiv thätigen Organen (Knochen- und Bindegewebsbildungen) hauptsächlich auf Gefässstörung zurückgeführt werden müssen. Doch ist für die letzteren nicht zu vergessen, dass auch sie, besonders die Knochen, der Inactivitätsatrophie unterliegen.

Dies schliesst indessen nicht aus, dass einzelne Organe doch besondere trophische Reize und durch besondere dieselben leitende Nerven erhalten, aber dieselben sind dann keine allgemeinen, sondern eben specielle beschränkte Einrichtungen. So nimmt Eichhorst an, dass dem Herzen trophische, zur Erhaltung des Herzmuskels unerlässliche Reize in der Bahn des Nervus vagus zugeleitet werden; und wir waren oben schon genöthigt, von den Ganglienzellen der Zwischenwirbelganglien einen unentbehrlichen erhaltenden Einfluss auf die Empfindungsnerven ausgehen zu lassen, wenn er, wie wir sahen, auch allein (ohne den Reiz der specifischen Function) nicht im Stande ist, den Nerven erregungsfähig zu erhalten.

Heidenhain folgerte aus eigenthümlichem, weiter unten dargelegtem Verhalten der Unterkieferdrüse bei Vergiftungen und Reizung des Nerv. lingualis, dass in der Bahn des letzteren, ausser den gefässerweiternden noch besondere secretorische, von ihm als trophische bezeichnete Nervenfasern enthalten sind. Diese letzteren Fasern, welche den Umsatz der organischen Bestandtheile in den Drüsenzellen anregen, wirken vielleicht nicht blos auf die raschere Abscheidung des Secretes, auf die Dissimilation, da sonst sofort nach Abgabe des Vorrathes der Zellen Erschöpfung eintreten müsste, sondern sie wirken vielleicht indirect oder direct auch auf die Assimilation steigernd und sind dann trophische Nerven ganz in dem Sinne,

wie er von uns postulirt wird, denn sie sind trophisch und functionell zugleich und der durch sie zugeleitete Reiz, sei er physiologisch oder künstlich, hätte diese doppelte Wirkung. Die Natur dieser Nerven wird für uns dadurch nicht beeinflusst, dass an demselben Organ noch andere Nerven vorkommen, unter deren Einfluss die Wasserabsonderung steht.

Ebenso sind als trophische Nerven in unserem Sinne aufzufassen die functionellen Nerven der anderen Drüsen und der Muskeln, während für die Bindesubstanzen der functionelle Reiz ein mechanischer ist und keiner Nervenvermittelung zur Uebertragung auf die Gewebe bedarf. Es giebt jedenfalls auch Drüsen und wahrscheinlich gehört die Niere, vielleicht auch die Leber dazu, welche durch chemische, im Blute befindliche Reize erregt werden und daher keine functionellen oder trophischen Nerven brauchen. Für die Sinneszellen würde der Sinnesreiz als dasselbe leistend anzusehen sein..

Sigm. Mayer ist im allgemeinen der gleichen Ansicht bezüglich des Werthes der Annahme besonderer trophischer Nerven und erkennt auch schon dem functionellen Reiz für Muskeln und Drüsen einen gewissen trophischen Einfluss zu, wenn auch seine Fassung, wie mir scheint, etwas geheimnissvoll ist. Er sagt[1] bezüglich der Drüsen und Muskeln:

»Die Centralnervensubstanz (graue Substanz), die periphere Faser und ihre peripheren Endorgane stellen nicht nur eine functionelle oder Reizeinheit dar, sondern auch eine Absonderungs- oder nutritive Einheit.«

Ferner pag. 210: »Unter dieser Annahme ist es erklärlich, warum im Nerven und Muskel Ernährungsstörungen sich ausbilden, wenn der normale Zusammenhang zwischen beiden gelöst wird. Nach einer derartigen Trennung verfällt jeder Theil, um mich so auszudrücken, seinem eigenen Schicksal, während

[1] l. c. p. 209.

tigen Blick auf ihre Entstehungsursache zu werfen, um eventuell eine nützliche Analogie zur trophischen Wirkung der uns angehenden functionellen Reize zu erhalten. Danach erst soll dann zum letzten, apagogischen Theil der Beweisführung übergegangen werden.

Seit alten Zeiten haben Chirurgen und Aerzte angenommen, und es ist gegenwärtig noch eine sehr verbreitete Meinung, dass Geschwülste durch einmalige oder leichter durch Jahre lang wiederholte Einwirkung von Reizen entstehen und dann auch nach dem Aufhören des Reizes von selber fort und fort unbegrenzt weiter wachsen könnten, bis sie den Organismus zerstört haben, so dass also ein mechanischer oder sonstiger Reiz eine ganz eminente trophische Wirkung äussern könne.

Cohnheim[1]) hat neuerdings, gegen diese Auffassung vorgehend, mit Recht zunächst hervorgehoben, dass, wenn der Reiz blos auf die Blutgefässe wirkt, vermehrte Blutzufuhr zum betroffenen Theil veranlasst, die Folge blos eine Hypertrophie, eine einfache Vergrösserung resp. Vermehrung der Theile, aber kein unbegrenztes Wachsthum sein kann. Wir schliessen uns dieser Ansicht an, denn zu letzterem gehört nicht blos eine Erweiterung der Blutgefässe, wie sie der Reiz wohl hervorbringen kann, sondern ein stetig fortschreitendes Wachsthum und Vermehrung derselben; und es ist nicht einzusehen, warum dieser Process, wenn er auch, was wir aber gar nicht wissen, durch Reize hervorgerufen werden könnte, nach dem Aufhören des Reizes noch ohne Aufhören weiter fortgehen sollte. Das Gleiche gilt, wenn nicht die Blutgefässe, sondern die Zellen des Parenchyms direct durch den Reiz angeregt würden; auch hier wird es unverständlich bleiben, warum die progressive Wirkung die Ursache überdauern könnte, wie die Uebereom-

1) Cohnheim, Allgemeine Pathologie. Bd. I. 1877.

pensation in der Ernährung, welche durch einen Reiz veranlasst worden ist, nach dem Aufhören des Reizes dauernd fortbestehen kann. Da derartiges nie durch Beobachtung sicher hat festgestellt werden können und die Procentzahl derjenigen Geschwülste, für welche Reize als Ursache vermuthungsweise angegeben worden sind, blos 14 % beträgt, so können wir mit Cohnheim der ganzen Lehre keine Berechtigung zuerkennen. Vielmehr stimmen wir mit letzterem Autor[1] überein, wenn er die früher von Virchow und Lücke für Specialfälle ausgesprochene Idee zu dem allgemeinen Princip erweitert hat, dass alle diese durch unbegrenztes Wachsthum charakterisirten Geschwülste als überschüssige Reste embryonalen Gewebes anzusehen sind, welche später ihre bewahrte embryonale Eigenthümlichkeit fortschreitenden Wachsthums zur Geltung bringen, sobald die umgebenden Gewebe geschwächt genug sind, um ihnen nicht mehr genügend Widerstand zu leisten zu vermögen.

Damit können also diese Geschwülste keine Analogiestütze für unsere Auffassung der trophischen Wirkung der functionellen Reize abgeben.

Anders ist dies mit einer anderen, besonderen Gruppe von Geschwülsten, den Infectionsgeschwülsten oder den Granulationsgeschwülsten Virchow's, zu denen die Syphilis-, Aussatz- (Lepra-), Tuberculose-, Typhus- und Lupusneubildung gehören. Hier können wir der Ansicht Cohnheim's, dass diese Geschwülste, welche nach einer nachweisbar stattgehabten Vergiftung des Körpers mit einem specifischen Krankheitsgifte an verschiedenen Stellen des Körpers zunächst als kleine Knötchen aus lauter dicht bei einander gelagerten Rundzellen im Bindegewebe auftreten, blos durch locale Erweiterung der Blutgefässe bedingt seien[2], nicht beipflichten, da wir uns

[1] Cohnheim, Allgem. Pathologie. Bd. I. p. 635 u. 644. 1877.

[2] l. c. p. 619.

eine ausschliessliche Wirkung umschriebener Erweiterung der Blutgefässe nicht von der Art vorstellen können, dass sich an einer Stelle so viel Zellen entwickeln, dass sie sich drängend sogar ihre Ernährungsgefässe allmählich selber zusammendrücken, wie dies beim Typhus und bei der Tuberculose geschieht, sodass sie danach selber absterben müssen; und da wir fernerhin entgegen Cohnheim annehmen, dass wohl chemische und mechanische Reize im Stande sind, eine Vermehrung der Zellen der Bindesubstanzen hervorzurufen, in der Weise, wie dies bei Pflanzen durch den Stich oder das Gift der Gallwespe oder durch die Ansiedelung von Blattläusen geschieht, so glauben wir, dass hier das specifische Gift als Vermehrungsreiz gewirkt hat. Die besondere Localisation und die Knötchenform der Geschwulst ist dabei eben nicht schwerer verständlich, als wenn man capillare Hyperämieen als Ursache annimmt, denn im letzteren Falle ist nicht einzusehen, warum bei der chemischen Natur mehrerer dieser Gifte blos capillare, umschriebene und nicht ausgedehntere Hyperämieen entstehen. Es kann uns natürlich nicht nahe kommen, etwas darüber präjudiciren zu wollen, ob etwa diese Anhäufung von Zellen durch Vermehrung der fixen Bindegewebszellen oder durch Ansammlung und Vermehrung von weissen Blutzellen zu Stande kommt. Die Fortsetzung des Vorganges bis zur Compression der Blutcapillaren bleibt in beiden Fällen verständlich; denn auch bei Vermehrung der Zellen in loco kann das Wachsthum so lange dauern, als die Capillare noch ein Minimum offen ist und also noch Nahrung abzugeben vermag, wenn nur die Theile selbst genügend zur Nahrungsaufnahme angeregt sind. Diese Geschwülste haben auch nicht den Charakter des unbegrenzten Wachsthums und ihre weitere Bildung, sowie die weitere Fortdauer des Gebildeten scheint nach der Tilgung oder Entfernung des ursächlichen Giftes aufgehoben zu werden. Somit scheint es uns das

Wahrscheinlichste zu sein, dass sie in gleicher Weise durch die zur Vermehrung anregende Wirkung des specifischen Giftes entstehen, wie uns dieses vom Kropfe sicher bekannt ist. Dieser entsteht, wenn die disponirten Individuen in die Kropfgegend kommen, und das weitere Wachsthum hört auf, ja die gebildete Geschwulst selber schwindet manchmal nach dem Verlassen derselben wieder.

So würden wir denn in diesen Geschwülsten Beispiele trophischer Wirkung durch Reize zu erkennen haben: und zwar sind es wahrscheinlich chemische, nicht physikalische Reize, was nicht ausschliesst, dass dieselben in einigen dieser Krankheiten, wie nicht ohne eine gewisse Berechtigung vermuthet wird, von Mikroorganismen producirt werden.

Danach gehen wir nun zum letzten Theil unserer Beweisführung der trophischen Wirkung der functionellen Reize, zum apagogischen Beweise über, zum Ausschluss der von manchen Autoren als Ursache der functionellen Anpassung betrachteten Wirkung der functionellen Hyperämie, resp. der beim Ausbleiben der Functionirung entstehenden Anämie. Wir gedenken zu zeigen, dass diese Alterationen der Blutzufuhr nicht die Erscheinungen der functionellen Anpassung zu erklären und daher dem Princip von der trophischen Reizwirkung keinen Abbruch zu thun vermögen.

Man hat behauptet oder stillschweigend angenommen, dass eine Vergrösserung der Blutzufuhr während der Function und kurze Zeit nach derselben die Ursache der Vergrösserung des Organes sei, welche bei dauernder Verstärkung der Function sich ausbildet. Dass zur vermehrten Nahrungsaufnahme der Organe vermehrte Zufuhr von Nahrungsmaterial nöthig ist, erscheint selbstverständlich, und da für die thätigsten Organe, die Muskeln, eine die Function begleitende Vergrösserung der Blutzufuhr, eine functionelle Hyperämie, von Ludwig und Sczel-

kow nachgewiesen worden ist, so lag es nahe, dass unter der Evidenz dieses Zusammenhanges man die nothwendige Vorbedingung der verstärkten Aufnahme mit der Causa efficiens identificirte und behauptete, die Hyperämie sei die Ursache der vergrösserten Nahrungsaufnahme, der Vergrösserung des Organes, also der Hypertrophie. Dies ist aber ein voreiliger Schluss: denn einmal können principiell schon die nothwendige Vorbedingung und die Ursache eines Processes sehr verschieden von einander sein; und zweitens ist Verstärkung der Blutzufuhr während oder nach der Function nicht für alle Organe nachgewiesen, schliesslich aber ist sowohl principiell als auch thatsächlich vermehrte Blutzufuhr zur vermehrten Thätigkeit nicht absolut, sondern blos in den Fällen nöthig, dass für gewöhnlich kein Ueberschuss von Ernährungsgelegenheit vorhanden ist, dass die den einzelnen Organen normaler Weise durch die Blutgefässe dargebotene Nahrung immer vollkommen ausgenutzt wird. Das Bestehen eines Ueberschusses von Ernährungsgelegenheit ist nur dann möglich, wenn die Ernährung nicht blos von der Zufuhr des Nahrungsmaterials abhängt, sondern noch von anderen Factoren: und umgekehrt ist vermehrte Nahrungszufuhr zur vermehrten Ernährung blos dann absolut nöthig, wenn die Blutzufuhr zugleich die Ursache der Ernährung ist. Dann wird immer so viel aufgenommen, als vorhanden ist, aber dieser Fall ist eben der, der erst bewiesen werden müsste. Es wird also bei dem gewöhnlichen Schlusse, dass zur vermehrten Ernährung vermehrte Blutzufuhr durchaus nöthig ist, das schon als constatirt vorausgesetzt, was erst bewiesen werden soll, nämlich, dass die nöthige Vorbedingung auch zugleich Causa efficiens ist. Ist dies nicht der Fall, so kann ein Nahrungsüberschuss vorhanden sein, ohne Ausnutzung desselben; und blos in dem Einen Specialfalle, dass normal immer das Minimum von Nahrung zugeführt würde, so dass immer die

grösstmögliche Ausnutzung der Ernährungsgelegenheit auch beim Erfolgen der Ernährung aus anderen Ursachen stattfände, fiele die Wirkung dieser verschiedenen ursächlichen Verhältnisse zusammen. Aber die Erfahrung belehrt uns, dass wir für gewöhnlich einen Ueberschuss an Blut besitzen, sodass wir beträchtliche Blutverluste zu ertragen vermögen: somit wird wohl auch den Organen normaler Weise ein Ueberschuss von Blut zugeführt.

Gehen wir nun nach dieser Erörterung des Principiellen zu dem thatsächlichen Verhalten über.

Daraus, dass für die Stützgewebe: für Knochen-, Knorpel- und Bindegewebe, eine functionelle Vergrösserung der Nahrungszufuhr nicht nachgewiesen ist, folgt noch nicht, dass sie nicht stattfindet. Wir müssen daher diese Frage unentschieden lassen und können daraufhin nicht der Annahme, dass verstärkte Thätigkeit immer mit Verstärkung der Blutzufuhr verbunden sei, nicht direct entgegentreten.

Es ist nun bekanntlich sehr schwer, wenn wie hier zwei Erscheinungen immer zusammen beobachtet werden, zu erkennen, in welcher Beziehung sie zu einander stehen, welche von beiden von der anderen abhängt, oder ob beide von einem dritten Factor gemeinsam in Abhängigkeit sich befinden; denn die Logik lehrt uns blos, dass stets zusammen vorkommende Erscheinungen in einem causalen Zusammenhange stehen müssen.

Wir sind aber gegenwärtig nicht mehr in dieser unangenehmen Lage; uns stehen jetzt Beobachtungen zur Verfügung, welche diese beiden Erscheinungen getrennt zeigen.

Zunächst wissen wir, dass Hyperämie nicht die Function hervorruft, weder bei Muskeln und Nerven, bei welchen die Function an den Stoffverbrauch blos unerlässlich geknüpft ist, noch auch bei denjenigen Organen, bei welchen die Producte des Stoffumsatzes die Function für den Organismus

vollziehen, bei den Drüsen. Obgleich nun für letztere Organe der Stoffumsatz selber das Wesen und der Zweck ihrer Function ist, somit die Möglichkeit, dass die Zufuhr von Stoffen direct die Function auslöse, besonders nahe zu liegen scheint, so wies doch Keuchel nach, dass nach Vergiftung mit Atropin Reizung des Nerv. lingualis trotz erfolgender Hyperämie der Unterkieferdrüse keine Vermehrung der Secretion bewirkt. Bei den blos passiv fungirenden Stützorganen schliesslich kann selbstverständlich vermehrte Blutzufuhr nicht die Functionirung veranlassen.

Zweitens wäre es möglich, dass umgekehrt durch die Function die Vermehrung der Blutzufuhr, die Hyperämie, hervorgerufen würde. Diese Möglichkeit scheint den thatsächlichen Verhältnissen in manchen Fällen zu entsprechen, und es wird daher im Folgenden noch näher auf dieselbe eingegangen werden. Indessen ist das Verhältniss kein absolut festes derart, dass ohne Hyperämie hervorzurufen die Function nicht stattfinden könne, denn nach Vergiftung mit Physostigmin werden die Blutgefässe bei Reizung des Nerv. lingualis nicht erweitert, die Secretion jedoch verstärkt: und Luchsinger[1]) fand, dass man durch Pilocarpin Schweissabsonderung an der Hinterpfote hervorrufen kann, auch wenn die Bauchaorta unterbunden, also die Circulation aufgehoben ist. Natürlich aber kann diese Function nicht länger als bis zur Erschöpfung der Drüsen dauern, da durch Aufhebung der Circulation die Regeneration aufgehoben ist. Dieses Verhalten der Unterkieferdrüse bei Vergiftung des Thieres mit Physostigmin und mit Atropin veranlasste Heidenhain zur Annahme der oben erwähnten besonderen »trophischen« Nervenfasern.

Die dritte Möglichkeit war, dass die Function und die Hyperämie nicht in einem directen Abhängigkeitsverhältniss von

[1]) Luchsinger, Pflüger's Archiv. Bd. 15. p. 487.

einander stehen, sondern beide von dritten Verhältnissen gemeinsam abhängig sind. Verbindung dieser Art scheint allerdings vorzukommen bei Muskeln und Drüsen. Wenigstens nehmen manche Autoren an, dass mit dem Thätigkeitsimpuls für diese Organe gleich ein Impuls zur Erweiterung der Blutgefässe von den Centralorganen ausgehe.

Es genüge hier, diese Möglichkeiten erwähnt und auseinander gehalten zu haben. Des Weiteren werden wir besser erst darauf eingehen, nachdem ein anderer Zusammenhang erörtert worden ist: denn es handelt sich für uns zunächst weniger um die Art der Causalverbindung von Function und Hyperämie, als um die Ursache der mit der stärkeren Function auftretenden stärkeren Ernährung.

Diese stärkere Ernährung kann abhängig sein allein von der grösseren Nahrungszufuhr, sofern die Theile immer so viel Nahrung aufnehmen, als ihnen geboten wird, oder wenn dies nicht der Fall, von einer stärkeren Aufnahme, also von stärkerer Anziehungs- und Assimilationskraft. Zwischen diesen beiden Möglichkeiten muss nun vor allem entschieden werden.

Die Beobachtungen am ganzen Menschen zeigen, dass, wenn man einem Körper mehr Nahrung zuführt, er mehr ansetzt, bis zu einem für jedes Individuum gewissen Grad. Dies ist sowohl im ausgewachsenen Menschen der Fall und in noch höherem Maasse ceteris paribus, d. h. bei gleichem Grade der Function, während der Periode selbständigen Wachsthums, also in der Jugend. Wenn ein kindlicher oder erwachsener Organismus eine bestimmte Thätigkeit ausübt bei guter Nahrung, so setzt er mehr davon an, als bei gleicher Thätigkeit und geringer Nahrung. Also ist die Nahrungsaufnahme der Theile des Körpers cet. par. abhängig von der Menge der gebotenen Nahrung.

Andererseits aber beobachten wir auch, dass dies seine Grenzen hat. Man kann durch reichliche Nahrung das Wachs-

thum eines jungen Menschen nur wenig, den Ansatz nicht annähernd proportional der Nahrung beschleunigen. Und ebenso findet beim Erwachsenen mit der Verbesserung der Kost die grössere Volumensentfaltung der Organe an specifischen Theilen, von Fettanhäufung also abgesehen, blos in gewissen Grenzen statt, über welche sie nicht hinausgeht. Dem entsprechend sagt Cohnheim[1], dass vermehrte Nahrungszufuhr nicht zu vermehrter Eiweissaufspeicherung im Blute oder in den Geweben führe, wenn nicht zugleich mehr Arbeit geleistet wird, und die Resultate Voit's sind bekannt, welcher fand, dass mit der grösseren Zufuhr von Eiweiss zum Körper cet. par. auch die Verbrennung desselben, kenntlich an der grösseren Ausscheidung von Harnstoff, steigt, und dass nur relativ wenig mehr im Körper zurückgehalten wird, und dieses auch zum grössten Theil nicht als Organeiweiss unter Vermehrung des Protoplasma der Zellen, sondern nur als Circulationseiweiss, als Vorrathsnahrung.

Wie so der ganze Körper die Aufnahme, die wirkliche Assimilation gebotener Nahrung verschmähen kann, so können es auch die einzelnen Theile desselben.

Virchow[2] hat schon vor vielen Jahren diese Bedeutung des Experimentes der Durchschneidung des Halssympathicus hervorgehoben. Nach dieser Operation sahen er, Schiff u. A. wochenlang anhaltende Erweiterung der Blutgefässe entstehen, ohne dass eine Verdickung der Haut oder vermehrte Abschuppung stattfand. Ingleichen erhielten Cl. Bernard, Ollier[3] in 15 Fällen, Cohnheim[4] selbst bei jugendlichen Individuen keine Hypertrophie nach der gleichen Operation.

---

1) Cohnheim, Allgem. Pathologie. Bd. I. p. 584.
2) Siehe Virchow, Cellularpathologie. Aufl. IV. p. 158.
3) Ollier, Journ. de la Physiol. VI. 1863. p. 107.
4) Cohnheim l. c. I. p. 597. 1877.

Es ist aber zu erwähnen, dass nur in seltenen Fällen die so bewirkte Hyperämie der Haut des Kopfes längere Zeit anhält, sondern meist nach einigen Tagen oder Wochen wieder schwindet.

In gleicher Weise sah ich bei einem Arzte eine Erweiterung der Blutgefässe der Haut an den Kleinfingerballen beider Hände, sodass sie dunkelrosa aussahen, ohne jede Verdickung der Lederhaut oder der Epidermis oder vermehrte Abschuppung der letzteren, obgleich dieser Zustand bereits 7 Jahre andauerte; und derartiges Verhalten der Gewebe bei chronischer Erweiterung der Gefässe infolge Affection der Gefässnerven (vasomotorische Neurosen) ist in neuerer Zeit, seitdem man darauf aufmerksam geworden ist, oft beobachtet worden.

Gegen diese Fähigkeit der Theile, die Nahrungsaufnahme zu verschmähen, können Experimente, in welchen Hypertrophie sich einstellte, nichts beweisen; sie zeigen blos, dass in anderen Fällen, deren wesentliche Unterschiede uns nicht bekannt sind, Hyperaemie vermehrte Aufnahme hervorrufen kann. So erhielten A. Bidder[1]) und Stirling[2]) beträchtlicheres Wachsthum des Ohres der operirten Seite nach obigem Experiment, und ebenso beobachtete Schiff[3]) danach und Sigm. Mayer[4]) bei gleichzeitiger Durchschneidung des N. auricular. magnus, dass auf der betreffenden Seite die Haare des Ohres rascher wuchsen.

Paget[5]) verpflanzte den Sporn eines Hahnes auf den Kamm desselben und sah ihn auf diesem gefässreichen Gewebe in ungemein starker Weise wachsen. Da aber der Hahnenkamm

1) A. Bidder, Centralbl. f. Chir. 1874. Nr. 7.

2) Stirling, Journ. of Anat. and Physiol. X. p. 511. 1876.

3) Schiff, Untersuchungen z. Physiol. d. Nervensyst. 1855. p. 166.

4) S. Mayer, Spec. Nervenphysiol., Hermann, Handb. d. Physiol. II. 1. p. 205.

5) Paget, Lect. on surg. pathol. I. p. 72. Cit. nach Cohnheim, Allgem. Patholog. I. p. 602.

selber trotz dieses überschüssigen Blutes nicht immerfort wächst, so spricht dies zugleich dafür, dass er selber nicht blos nach der Menge der vorhandenen Nahrung wächst, sondern dass ihm zur Nahrungsaufnahme noch etwas anderes nöthig ist.

Dass die Organe in der Periode selbständigen ererbten Wachsthums, also in der Jugend, bei stärkerer Nahrungszufuhr, wenn auch, wie erwähnt, nicht proportional derselben und nur bis zu einem gewissen Grade stärker wachsen, ist eine allgemein bekannte Thatsache und für die abweichenden Resultate in einigen Experimenten müssen besondere Ursachen gesucht werden.

Aber es scheint auch, dass es Gewebe giebt, welche selbst im ausgewachsenen Zustande bei künstlich bewirkter Hyperaemie, also Vergrösserung der Nahrungszufuhr, wieder zum Wachsthum angeregt werden können. Dafür sprechen mancherlei pathologische Erfahrungen.

So kann vielleicht die Verdickung des Bindegewebes, welche wir in der Umgebung und in der Tiefe unter chronischen Unterschenkelgeschwüren bis tief in die Muskeln hinein finden, auf solche langdauernde Hyperaemie zurückgeführt werden, und ebenso beobachtet man gelegentlich bei chronischer Hyperaemie der Haut Hypertrophie derselben sowohl in Bindegewebe und Epithelschicht, und bei Hyperaemie der Knochenhaut vermehrte Knochenbildung.

Wir wissen indessen nicht, ob nicht in diesen und ähnlichen Fällen entzündlicher Hyperaemie zugleich noch chemische oder mechanische Reize zur Vermehrung anregend wirksam sind, wollen aber, um die Ungewissheit eher zu unseren Ungunsten zu verwenden, im Folgenden annehmen, dass die Stützsubstanzen (Knochen, Knorpel und Bindegewebe), sowie auch die Deckepithelien, also die Epithelien ohne secretorische Function, durch Vergrösserung der Nahrungszufuhr

ohne weitere Reize sich zu vermehren im Stande seien. Ein Gleiches ist auch für Lymphdrüsen, die Milz und die Niere behauptet worden; da indessen Grund ist, anzunehmen, dass der Reiz zur specifischen Function für diese Organe im Blute gelegen ist, so werden sie bei vermehrter Blutzufuhr somit zu vermehrter Fungirung angeregt und die erfolgende Hypertrophie kann daher als eine Activitätshypertrophie aufgefasst werden.

Das Verhalten der Stützsubstanzen, der passiv fungirenden Organe ist demnach principiell zu trennen von dem der activ thätigen, der Arbeitsorgane (Muskeln, Drüsen, Nerven, Ganglienzellen und Sinneszellen), welche durch vermehrte Blutzufuhr allein nicht zur Hypertrophie oder Hyperplasie angeregt werden.

Es könnte daher, wenigstens für die passiv fungirenden Theile, die Annahme gemacht werden, dass bei ihnen die functionelle Hypertrophie durch die functionelle Hyperaemie bedingt sei. Aber gerade für diese Organe ist, wie erwähnt, die functionelle Hyperaemie mit Ausnahme der Haut nicht nachgewiesen und ausserdem zeigen dieselben, wie oben dargelegt, eine Structur. welche nur von der trophischen Wirkung der functionellen Reize abgeleitet werden kann.

Sehen wir nun zu, wie weit überhaupt die Annahme der passiven Ernährung der Zellen gerechtfertigt ist, und was ihr widerspricht.

Schon im befruchteten Ei findet nach der Bildung der Keimblätter vor der Anlage der Blutgefässe, wo also die Nahrung noch gleichmässig vertheilt ist, ungleichmässiges Wachsthum statt, welches zur Bildung der Primitivrinne, zur Bildung des Medullarrohres, des Achsenstranges (der Chorda dorsalis) und der Urnieren führt. Hier muss also, da die Theile unter gleichen Ernährungsbedingungen sich befinden, aber specifische Formen hervorbringend ungleich wachsen, die Nah-

rungsaufnahme eine ungleiche sein. Und da sie sich auch schon qualitativ verschieden ausbilden, muss eine qualitative und quantitative Nahrungswahl stattfinden. Diese Ungleichheit der Nahrungsanziehung muss um so grösser sein, als die verschiedenen Zellen der Keimscheibe gar nicht, wie angenommen, vollkommen gleich zur Nahrungsquelle gelegen sind, sondern gerade die am raschesten sich differenzirenden und wachsenden, neben der Achse gelegenen Theile von der Nahrungsquelle am weitesten entfernt sind. Dasselbe bekundet sich bei den blutlosen niederen Thieren, z. B. der Hydra, unserem einheimischen kleinen Wasserpolypen. Auch bei diesen Thieren finden bekanntlich besondere morphologische Differenzirungen durch ungleich starkes Wachsthum, z. B. in der Bildung der Tentakeln statt, obgleich das erforderliche ungleiche Wachsthum hier nicht auf ungleicher Vertheilung, sondern nur auf ungleicher Aufnahme der Nahrung beruhen kann.

Andererseits aber würde eine Zurückführung des ungleichen Wachsthums im Embryo nach der Bildung der Blutgefässe auf verschiedene Vertheilung der Nahrung durch dieselben bedeuten, dass die Wachsthumsgesetze eigentlich blos in den Blutgefässen lägen, dass die specifischen Theile nicht selbständig sich entfalteten, nicht nach ihnen innewohnenden, aus ihrer specifischen chemischen Natur sich ergebenden Gesetzen wüchsen, sich gestalteten und vergrösserten, sondern blos nach der Vertheilung der Nahrung. In den Blutgefässen lägen die eigentlichen Wachsthumsgesetze und die specifischen Zellen, welche doch specifische Nahrung aus der allgemeinen Ernährungsflüssigkeit auslesen müssen, wären in Bezug auf die Quantität der Aufnahme vollkommen unselbständig, vollkommen abhängig allein von der Zufuhr.

Da aber die Blutgefässe, welche die Nahrung vertheilen, selber wieder aus Zellen bestehen, die unter Nahrungsaufnahme

wachsen müssen, so müssten, soweit es die grösseren von vasa vasorum (Ernährungsgefässen der Blutgefässe) ernährten Gefässe angeht, die Wachsthumsgesetze der Organe in den ersteren, in den vasa vasorum, liegen; soweit es aber die vasa vasorum selber und die anderen kleinen Gefässe des Körpers betrifft, welche direct aus dem in ihnen fliessenden Blute sich nähren, müssten die Wachsthumsgesetze in den Zellen selber, in denen, welche die Capillarwandung bilden, liegen: denn diese müssten mehr Nahrung aufnehmen, stärker wachsen, ehe sie das Gefäss erweitern oder ehe sie neue Capillaren anlegen könnten. So muss denn in letzter Instanz doch wieder grössere active Aufnahme der Nahrung seitens bestimmter Zellen die Entfaltung im Embryo und im wachsenden Individuum bedingen. Dem entsprechend haben nach H. Fischer[1] die meisten Autoren angegeben, dass bei angeborenem halbseitigen Riesenwuchs die zuführenden Blutgefässe (Arterien) nicht nachweisbar weiter waren als die entsprechenden des normalen Gliedes der anderen Körperhälfte; auch blieben lang fortgesetzte Compressionen der Arterien auf der vergrösserten Seite ohne Erfolg für die Verkleinerung des Gliedes. Es ist also eine durchaus unberechtigte Vorstellung, die morphologische Differenzirung des Organismus, die Ausbildung all der zahllosen Einzelformen von ungleicher Vertheilung des Blutes allein ableiten zu wollen, wenn schon letztere hier und da ein begünstigendes Moment abgegeben haben mag.

Virchow hat eine ähnliche Ansicht gleichfalls bereits in seiner Cellularpathologie auf Grund pathologischer Beobachtungen vertreten. So sagt er l. c. p. 160: »Wir werden daher am Ende immer genöthigt, die einzelnen Elemente als die wirk-

[1] Deutsches Archiv f. Chirurgie. Bd. 12. p. 35. 1879.

samen Factoren bei diesen Anziehungen zu betrachten. Eine Leberzelle wird aus dem Blute, welches durch das nächste Capillargefäss strömt, bestimmte Substanzen anziehen, aber sie muss eben zunächst vorhanden und sodann ihrer ganz besonderen Eigenthümlichkeit mächtig sein, um diese Anziehung auszuüben.« Hierzu will ich nur noch bemerken, dass es für unsere Zwecke ohne Bedeutung ist, ob die Zelle aus der Capillare die specifischen Stoffe direct anzuziehen vermag oder ob die Zelle diese Stoffe nur aus der sie umspülenden Lymphe aufnimmt und infolge dieser Wegnahme aus der Lymphe diese Stoffe nun rascher aus der Capillare diffundiren, als die anderen nicht entfernten, und ob die Capillaren der verschiedenen Organe sich schliesslich an dieses stärkere Hindurchtreten besonderer Stoffe angepasst haben, so dass auch der Diffusionswiderstand für sie in ihrem specifischen Organe ein geringerer geworden ist.

Wenn nun einmal actives Wachsthum der Zellen durch grössere active Nahrungsaufnahme eine unumstössliche Voraussetzung aller Differenzirungen ist, so ist es gewiss das Näherliegende, Einfachere, diese verschiedene Activität und somit die Wachsthumgesetze in diejenigen Theile zu verlegen, welche die specifischen Qualitäten haben, also in die specifisch fungirenden Zellen der Organe und nicht in die indifferenten, in allen Organen gleichen oder erst secundär differenzirten der Capillarwandung. Wir müssen die ganze formale Differenzirung der Organismen auf selbständige quantitative und qualitative Auswahl der Zellen und zwar der specifischen Zellen jedes Organes zurückführen. Remak handelte sehr wohl erwogen, wenn er vor allem die Differenzirung der specifischen Theile der Organe ins Auge fasste und als das Primäre, Formengebende ansah, entgegen der oben erwähnten, im Allgemeinen durchaus unmotivirten Behauptung Boll's.

Wenn so die embryonale und die postembryonale vererbte Entwickelung ganz durch active quantitative und qualitative Nahrungsauswahl der Zellen bestimmt wird, soll nun für die Activitätshypertrophie im noch jugendlichen und im erwachsenen Individuum auf einmal ein ganz anderes, geradezu entgegengesetztes Gesetz gelten? Soll die Ernährung jetzt auf einmal eine rein passive geworden sein, welche blos abhängig ist von der jetzt durch Nervenvermittelung von irgend einem Centrum aus besorgten Regulation der Blutgefässe?

Bei der functionellen Vergrösserung der Organe findet nun nicht blos einfache Vergrösserung der Elementartheile statt, sondern auch Vermehrung derselben und Vermehrung der Capillaren. Hierbei müssten also wiederum, wenn die Ernährung rein passiv erfolgte, die Capillaren auf einmal anfangen, stärker zu wachsen, Sprossen zu treiben etc., und da nach dem im I. Kapitel begründeten Gesetz von der dimensionalen Hypertrophie die Organe blos in denjenigen Dimensionen sich vergrössern, welche die Verstärkung der Function leisten, also auch die Capillaren blos nach diesen Richtungen hin sich entwickeln, so müssten wiederum die Bildungsgesetze des Specifischen in den Zellen der Capillarwandung liegen, denn blosse Vergrösserung der Blutzufuhr zum Organ mit passivem Wachsthum der Capillaren und der von ihnen als abhängig angenommenen specifischen Theile würde eine gleichmässige Vergrösserung nach allen drei Dimensionen zur Folge haben. Wie aber sollen durch verstärkte Function die Capillaren blos zur Vermehrung nach zwei Dimensionen mit Ausschluss der dritten angeregt werden?

Wenn nun das Wachsthum der Organe nur wenig durch die Blutgefässe bestimmt wird, sondern umgekehrt vorwiegend die specifischen Theile durch active Auswahl den Nahrungsverbrauch bestimmen, so fragt sich, wie unter diesen Verhält-

nissen die Regulation der Blutgefässe überhanpt stattfinden kann, wie es möglich ist, dass die znführenden nnd vertheilenden Blutgefässe eines Organes immer die den Bedürfnissen entsprechende Weite erlangen.

Ich will hier dieses schwierigste morphologische Problem der Blntgefässregnlation im Embryo, welches mich seit Jahren beschäftigt, nicht eingehend erörtern, um einer besonderen Darstellung nicht vorzugreifen. Aber es mnss noch bemerkt werden, dass wir die Weite derselben nicht nur für die wenigsten Gefässe als vererbt betrachten, sondern dass wir sie fast dnrchweg als auf dem Wege der Selbstregnlation von dem Verbranch der Parenchyme ans bestimmt und ausgebildet auffassen zu müssen glanben.

Zur Begründung solcher Abhängigkeit der Blutgefässe von den selbständigen, activ sich ernährenden specifischen Theilen seien hier wenigstens einige, wie ich glaube, demonstrative Beispiele angeführt.

Wenn man auch die Entwickelung der Gefässe innerhalb der Geschwülste als mit den Geschwulstkeimen potentia angeboren auffassen könnte, so wäre dies doch schon weniger wahrscheinlich für die Entwickelung der zuführenden nnd abführenden Blntgefässe, welche ausserhalb der Geschwnlst liegen. Und sollen diese letzteren nun immer zuerst wachsen nnd dadnrch erst den in der Geschwnlst gelegenen Theilen die Gelegenheit znr weiteren Vergrösserung gegeben werden, sodass die Geschwulst in absolnter Abhängigkeit bliebe?

Der Einwand der Blutgefässentwickelnng nach vererbten formalen Gesetzen ist aber schon gar nicht möglich für die Entwickelnng des Blutgefässnetzes, welches sich nach Einwanderung von Parasiten nm dieselben ausbildet. Wenn ein solcher, z. B. ein Echinococcns, in irgend einem Organe sich festsetzt, so zieht er offenbar ans Molekulardistanz immerfort

Nahrungsflüssigkeit an, veranlasst damit ein constantes Nachströmen aus den Blutgefässen mit allmählicher Vermehrung der Capillaren und zwingt so den Wirth, bei welchem er haust, ihn mit einem Capillarnetz und zugehörigen grösseren Gefässen zu umspinnen und dem Todfeinde die nöthige Nahrung zu geben. Es ist nicht denkbar, dass die Flüssigkeitsansammlung im Echinococcus und besonders das Wachsthum desselben einfach mechanisch durch Diffusion vor sich gingen wie bei todten Substanzen, denn dazu müsste der eingeführte microscopisch kleine Embryo ganze Haufen von Salzen enthalten, vielmal grösser als er selber ist, und trotzdem würden sie bald alle verschwunden und Stillstand hergestellt sein.

Die Blutgefässe der Echinococcushülle, welche der Wirth ihm liefert, sind meist nicht gross und dies könnte Jemanden zu Widerspruch veranlassen.

Wir sehen aber dasselbe noch evidenter bei der *Entwickelung der metastatischen Geschwülste* im Körper. Wenn einige oder mehrere Zellen einer bösartigen Geschwulst, in die Blutgefässe gelangt und mit dem Blute verschleppt, irgendwo hängen geblieben sind, so ernähren sie sich daselbst und zwingen ihre Umgebung zur ernährenden Capillarbildung und weiterhin zur Bildung auch grösserer Blutgefässe für das weitere Wachsthum der Geschwulst. Auch hier haben wir eine Selbstregulation der Blutgefässe, sowohl der in der Geschwulst selber liegenden, als auch der im normalen befindlichen grösseren zu- und abführenden Gefässe je nach dem Verbrauche der Geschwulst; und zwar an Stellen, wo die Tendenz, dereinst diese Gefässe zu bilden, nicht vererbt sein kann, da die Metastasen an beliebigen Stellen haften bleiben.

Dasselbe zeigt sich bei der *Entwickelung des Eies im Mutterleibe.* Wo das Ei haften bleibt und Nahrung anzieht aus der Mutter, vermehren sich die Capillaren derselben

und es bilden sich dem Bedürfniss entsprechende zuführende und abführende Blutgefässe durch Selbstregulation aus, nicht blos in der Gebärmutter, sondern auch in der Bauchhöhle an jeder beliebigen Stelle, an welcher bei Extrauterinschwangerschaft das Ei zufällig liegen geblieben ist. Auch in diesem Falle kann also eine Tendenz, an dieser Stelle dereinst diese Blutgefässe zu entwickeln, nicht angeboren sein, sondern es muss eine allgemeine Reactionsfähigkeit des Organismus existiren, zufolge welcher überall die dem Verbrauche entsprechenden Blutgefässe auf dem Wege der Selbstgestaltung und Selbstregulation sich ausbilden.

Ich glaube, dass diese Beispiele beweisen, dass sich die Theile activ ernähren können, und dass der Organismus passiv mit Capillarbildung und mit Bildung entsprechender zuführender und abführender Gefässe reagirt. Auf welche Weise diese Regulation der zu- und abführenden Blutgefässe stattfindet, ist ausserordentlich schwierig zu erklären. Es setzt wiederum Reactionsqualitäten voraus, von welchen wir bisher nichts geahnt haben. Diese wenigen Qualitäten aber angenommen, erklärt sich sofort die zweckmässige Ausbildung der Blutgefässweite im ganzen Körper und ebenso dieselbe in pathologischen Neubildungen und bei den erwähnten parasitären Bildungen, als welche hier auch die Frucht im Mutterleibe betrachtet werden muss.

Es scheint, dass diese Regulation der Blutgefässe, welche wir ganz in Abhängigkeit sehen von dem Bedürfniss der das Blut verzehrenden Theile, auch durch neugebildete Nerven vermittelt wird, wenn die Gefässe grösser werden, denn die glatten Muskelfasern, welche die Gefässe auch der metastatischen Geschwülste haben, werden wohl auch von Nerven versorgt. Diese nervöse Mithilfe bei der Regulation bekundet sich wohl auch schon nach Unterbindung von Blutgefässen. Es bilden sich

hier nicht blos auf mechanische Weise neue Nebenwege aus, sondern gleichzeitig muss auch eine neue nervöse Regulation entstehen, welche ebenfalls nicht vererbt sein kann, sondern mittelst Selbstgestaltung und Selbstregulation ihre Ausbildung erfahren muss. Man denke sich, was entstehen müsste, wenn die Ernährung rein passiv stattfände, ganz in Abhängigkeit von der Blutzufuhr, und wenn nach Unterbindung die Vertheilung blos mechanisch durch collaterale Wirkung sich ausgliche, welche Functionsstörungen und Umformungen des ganzen Theiles entstehen müssten! Wenn z. B. die Oberarm-Arterie unterbunden wäre, müssten die Schultermuskeln und die Haut über denselben unförmig verdickt und der Unterarm würde dünn und schwach werden; aber nichts von dem tritt ein, die Regulation ist meist eine vollkommene, und da die betreffenden Muskelgruppen später wieder vollkommen functionsfähig werden, so muss sich wohl auch eine neue nervöse Regulation zur Herstellung der functionellen Hyperämie ausgebildet haben, welche aber nur in directer Abhängigkeit von dem Verbrauch der Theile entstehen kann. Alle diese Verhältnisse deuten also auf Selbstregulation durch den Bedarf hin, so dass wir annehmen müssen, dass die specifischen Parenchyme sowohl die Aufnahme als auch die Zufuhr ihres Bedarfs selber reguliren, und dass auch die nervösen Regulationsapparate in Abhängigkeit von dem Verbrauche sich ausbilden und ihm untergeordnet sind. Denn ebenso, wie sie unter ganz neuen, also nicht vererbten Verhältnissen hervorgebracht werden, in denen sie blos in Abhängigkeit von den verbrauchenden Theilen entstehen können, müssen sie auch in normalen Verhältnissen sich in der gleichen Weise auszubilden vermögen.

Wir wollen noch erwähnen, dass zweierlei Regulationen wohl zu unterscheiden sind, ein Mal die nervöse, blos vorübergehende, wechselnde, zweitens die durch wirkliches Wachs-

thum der Gefässe entstehende dauernde. Die letztere, welche ursprünglich im Embryo und beim Anfang der Ausbildung der erwähnten Parasiten und Geschwülste jedenfalls ohne Nervenvermittlung, also rein mechanisch stattfindet, kann, sobald die Gefässe grösser werden und Nerven haben, vielleicht als eine der durch die Nervenregulation hergestellten mittleren Weite nachfolgende Anpassung angesehen werden. Wir wissen aber nichts darüber und können daher nicht behaupten, dass das betreffende Wachsthum nicht vielleicht auch ganz ohne Nervenvermittlung stattfände.

Die Regulation der Gefässweite vermittelst der Nerven kann zu Stande kommen erstens durch Theilung des functionellen Reizes, indem immer ein Theil derselben zugleich auf die Gefässe übergeht. Die Reizqualitäten sind aber, wie wir sehen werden, ausserordentlich mannigfaltig im Körper und die glatten Muskelfasern der Gefässwandung müssten auf diese verschiedenen Reize immer in entsprechender Weise reagiren, entweder indem sie direct von den Reizen getroffen werden oder indem ihnen ein Theil des functionellen Reizes durch besondere Bahnen zugeleitet wird. In den chemisch zur Thätigkeit angeregten Organen müssten unter dieser Voraussetzung z. B. die glatten Muskeln der Nierenarterien auf Harnstoffansammlung im Blute mit Erschlaffung reagiren, in dem gleichen Grade wie die Epithelien der Nierenkanälchen dadurch zur Function und zur Vergrösserung ihres Stoffwechsels, respective zur Ernährung und Vermehrung angeregt werden, wie letzteres nach Ausschneidung einer Niere bei der compensatorischen Hypertrophie der anderen stattfindet.

Gegenwärtig ist zwar noch die Meinung herrschend, dass diese Hypertrophie durch collaterale Hyperämie, durch Vergrösserung des Blutzuflusses zu den Nachbartheilen nach der Absperrung eines Bezirkes des Blutgefässnetzes bedingt sei, in-

dem infolge des Verschlusses der einen Nierenarterie das Blut aus mechanischen Gründen entsprechend mehr in die andere flösse. Diese Erklärung der Hypertrophie ist aber unrichtig; denn es würde in die andere Nierenarterie nicht mehr Blut fliessen, als ihrer relativen Weite im Verhältniss zur Bauchaorta resp. zu den anderen in der Gegend entspringenden Gefässen zukommt. Es müssten alle Organe, welche aus dieser Gegend ihr Blut beziehen, also die ganze Lendengegend, der Dickdarm, die Hoden, hypertrophiren. Davon ist indessen nichts beobachtet worden. Dagegen würde nach Entfernung eines Hodens gar keine Hypertrophie des anderen eintreten, denn der Ausfall einer so engen Arterie und ihres kleinen Capillargebietes aus dem ganzen von der Bauchaorta versorgten Bezirk, welcher fast den halben Körper darstellt, könnte den Blutdruck in der Gegend nur unmessbar wenig erhöhen, und von dieser Erhöhung würde wiederum nur der entsprechende minimale Theil dem anderen Hoden zu Gute kommen. Trotzdem aber hypertrophirt bekanntlich der übriggebliebene Hoden manchmal in sehr beträchtlichem Maasse. Zudem könnte die compensatorische Hypertrophie der Lymphdrüsen des übrigen Körpers, welche stets nach zu Grunde gehen dieser Organe eines Körpertheiles stattfindet, überhaupt nicht durch collaterale Hyperämie ihre Erklärung finden, denn wie sollte collaterale Hyperämie auf ganz entfernte kleine Organe in anderen Körpertheilen wirken? Dagegen ergiebt sich die Hypertrophie bei unserer Annahme, dass der functionelle Reiz dieselbe veranlasst, ganz von selber, denn diejenige Qualität des Blutes, welche die Thätigkeit der Lymphdrüsen veranlasst, wird nach Wegfall eines Theiles derselben entsprechend stärker auf die anderen wirken.

Ausserdem ist zu erwähnen, dass die Regulation durch Nervenvermittlung so mächtig ist, dass der Einfluss der Ver-

schliessung schon ziemlich starker Arterien vollkommen compensirt werden kann, wodurch die mechanische collaterale Hyperämie in ihrer Wirkung für Arterien mehr oder weniger aufgehoben werden kann.

Es müssten nach der gemachten Voraussetzung bei den verschiedenen Organen, welche ihre Anregung zur Thätigkeit, gleich der Niere, durch chemische Bestandtheile des Blutes erhalten, also wohl die Leber, die Hoden (?), die Milz und die Lymphdrüsen, immer auch die Muskelzellen ihrer Blutgefässe auf diese chemischen Reize in entsprechender Stärke reagiren, während bei denjenigen Drüsen, welche durch Nervenvermittlung zur Thätigkeit angeregt werden, z. B. den Speicheldrüsen, ein Theil dieses Reizes sich abzweigen und auf die Gefässe übergehen müsste. Dasselbe müsste bei den Muskeln und selbst auch bei den Ganglienzellen des Hirns und des Rückenmarks stattfinden. Alles dies erscheint ausserordentlich complicirt, überall müssten die in allen Organen physiologisch gleichen glatten Muskelfasern auf besondere Reize mit bestimmter zweckmässiger Stärke reagiren; und wie eine Regulation in neuen Verhältnissen entstehen könnte, dafür würde uns jegliches Verständniss fehlen. Auch ist es undenkbar, wie eine derartige Regulation für die Knochen thätig sein könnte; denn wie soll hier der Reiz, welcher den Knochen trifft, auch proportional die Blutgefässe treffen? Oder wie soll der Vorgang in dem Centralnervensystem sein? Wenn bestimmte Nervenbahnen oder Ganglienzellen mehr in Anspruch genommen werden, also vermehrter Nahrung bedürfen, so müsste für jede Faser, für jede Ganglienzelle eine besondere nervöse Blutgefässregulation da und zugleich dafür gesorgt sein, dass die Reize nicht irradiiren (sich weiter ausbreiten), denn, sonst würden immer alle benachbarten Theile auch hypertrophisch. Ich erinnere nur an das vorn citirte Beispiel rasch verlaufender

functioneller Anpassung von Helmholtz, in welchem wir beim Sehen mit die beiden Bilder vertauschenden Brillen uns so rasch anpassen in Tausend oder Millionen Ganglienzellen und ihren Ausläufern, dass wir schon nach Uebung von einigen Minuten und nach Abnahme der Brille gegen unseren Willen noch nach dieser eben gelernten Weise greifen. Soll diese tausendfältige Veränderung von Nervenverbindungen passiv durch Hyperämie entstehen, welche in diese tausendfältigen Bahnen geleitet würde? Oder wenn man einwendet, dass hierbei blos der Verbrauch von schon in den Zellen aufgespeicherten Vorräthen stattfinde, so brauchen wir nur ein anderes Beispiel anhaltenderer Uebung, etwa des Klavierspiels zu gedenken, in welchem alle Vorräthe erschöpft werden. Wenn dagegen nicht so vollkommen auf diese einzelnen Bahnen beschränkte Hyperämie bei rein passiver Ernährung der Gewebe möglich wäre, so würde die Mitausbildung der gleichzeitig hyperämischen Nachbartheile jede Erwerbung besonderer Kunstfertigkeiten unmöglich machen.

Auch aus diesen Gründen bin ich der Meinung, dass die Aufnahme der Nahrung activ geschieht, gemäss der Anregung durch den functionellen Reiz, und dass die Blutgefässregulation, auch diejenige durch Vermittlung von Gefässnerven, wo sie überhaupt stattfindet, nämlich wohl blos, wenn grössere Zellgruppen zugleich mehr Nahrung aufnehmen, im allgemeinen abhängig sein wird von den specifischen Theilen der Organe, sei es in directer oder indirecter Weise.

Ueber die Art, wie diese Regulation stattfindet, will ich den Physiologen durch das Aussprechen von Vermuthungen nicht vorgreifen; indessen sind relativ einfache Modi denkbar. Für die morphologische, dauernde Bildungen liefernde Gefässregulation, welche allein in mein Gebiet gehört, hoffe ich nach

meinen gegenwärtigen Beobachtungen, sie dereinst auf mechanische Principien zurückführen zu können.

Aus dem über die Wirkung der Blutvertheilung und die Art ihrer Regulation Gesagten geht also hervor, dass es allen Thatsachen widersprechen würde, wenn man eine passive Ernährung der Theile allein abhängig von der Nahrungszufuhr statuiren wollte, sondern es ergab sich, dass im Gegentheil die Ernährung unter qualitativer und quantitativer Auswahl seitens der ernährten Theile stattfinde, und dass von der Verbrauchsstelle aus die Blutzufuhr entsprechend dem Bedarfe in irgend einer Weise regulirt werden muss.

Die functionelle Hyperämie, wo sie stattfindet, kann daher keinesfalls die Ursache der functionellen Hypertrophie sein, sondern sie darf nur als eine günstige, vielleicht nicht einmal immer unerlässlich nothwendige Vorbedingung derselben angesehen werden.

Werfen wir noch einen Blick auf die möglichen Leistungen der Blutvertheilung beim Ausbleiben der Function und der ihr folgenden Inactivitätsatrophie, so liegt hier das ursächliche Verhältniss scheinbar einfacher, und die Abhängigkeit von der Blutzufuhr scheint eine grössere und bestimmtere zu sein als bei der Hypertrophie. Denn wenn die Nahrung in erheblich verminderter Menge zugeführt wird, so muss nothwendigerweise die Ernährung entsprechend sinken. Aber es ist die Frage, warum sinkt die Nahrungszufuhr, warum bleibt sie nicht auf einem mittleren Zustand stehen, da doch die Spannung der Blutsäule hier wie überall bestrebt ist, die vorhandenen Wege zu erweitern, statt sie verengen zu lassen. Diese stetige, über das Maass des durch Nervenregulation Vermittelbaren hinausgehende Verengerung, diese wirkliche morphologische Rück-

bildung bedarf selber erst einer Erklärung und diese findet sie erst, wenn das Capillargebiet mit der Atrophie der specifischen Theile infolge mangelnder Function sich verkleinert hat.

Aber ganz abgesehen von dieser Auffassung der Entstehung der Blutgefässschrumpfung, wie soll sich in dem Capillarnetz der Blutgefässe, in welchem von allen Seiten Blutzufuhr stattfinden kann, die Inactivitätsatrophie einzelner Nervenbahnen im Rückenmark rein von den Gefässen aus erklären, da doch für den ganzen Querschnitt jedes der sechs Stränge, also für viele tausend Nervenfasern ein gemeinsames zusammenhängendes Capillarnetz vorhanden ist? Um diese strangförmigen, auf bestimmte Nervenbahnen längs des ganzen Rückenmarks beschränkten Atrophieen durch Verminderung der Blutzufuhr hervorzurufen, müsste für jede Nervenfaser ein eigenes abgeschlossenes Capillarnetz mit selbständiger Regulation vorhanden sein. Das Gleiche gilt von der Atrophie der entlasteten Knochenbälkchen, welche nach einem schief geheilten Knochenbruch bei Ausbildung der den neuen statischen Verhältnissen entsprechenden Structur stattfindet.

Wie durch die functionelle Hyperämie das vorhandene, feine Structurdetail in dem Centralnervensystem, in den Knochen und Fascien, in den Höhlenmuskeln etc. als Wirkung der Blutvertheilung sich nicht hätte ausbilden können, da die Blutvertheilung in dem Netz der Capillaren nicht in der dazu nöthigen Weise regulirt und abgeschlossen werden kann, so kann auch nicht eine so beschränkte Nahrungsentziehung stattfinden, dass einzelne, mikroskopisch kleine scharf umschriebene Theile dadurch zur Atrophie gebracht werden könnten.

Bei so allgemeinen, alle Organe und Organsysteme betreffenden Erscheinungen aber nach speciellen, für jedes Organ besonderen Gründen zu suchen, wie bei den Muskeln geschehen

ist, indem man die Activitätshypertrophie derselben durch eine bei der Contraction stattfindende, den Durchtritt von Nahrung begünstigende Dehnung des Sarkolemma (der Muskelfaserhaut) als die Ursache hingestellt, und in gleicher Weise die Inactivitätsatrophie aus dem Ausbleiben dieser günstigen Dehnung zu erklären versucht hat, erscheint schon an sich nicht sehr berechtigt, ganz abgesehen davon, dass es schwerlich gelingen möchte, dasselbe leistende accessorische Moment für die anderen Elementartheile, die Ganglienzellen, Nervenfasern, Knochen etc. aufzufinden. Es ist gewiss verdienstlich, nach solchen Momenten zu suchen und sie zu erwägen, aber sie können bei so allgemeinen Erscheinungen doch mehr nur die Bedeutung accessorischer Hülfsmomente haben.

So lässt sich denn weder die Activitätshypertrophie noch die Inactivitätsatrophie, noch die Entstehung des functionellen Structurdetails aus der Regulation der Blutzufuhr ableiten, und die Entstehung dieser Verhältnisse als Folgen der trophischen Wirkung des functionellen Reizes gewinnt dadurch eine noch grössere Wahrscheinlichkeit.

Es bleibt damit auch für die Activitätshypertrophie, für die Uebercompensation, welche dieses selbe Structurdetail ausbilden hilft und die Organe blos nach den die Hyperfunction leistenden Dimensionen vergrössert, die einzige Ursache die trophische Wirkung des functionellen Reizes. Denn da die Theile ohne letzteren nicht thätig sind und bei gänzlicher Fernhaltung desselben sogar rasch entarten, in seiner Anwesenheit aber hypertrophiren, so muss, da zudem die Ernährung keine passive, durch die Nahrungszufuhr verursachte ist, diese Hypertrophie nunmehr als eine Folge der Stärkung der Lebensprocesse durch die Reizwirkung angesehen werden.

Schliesslich erfreuen sich ja auch die trophischen Wirkun-

gen der Reize im Allgemeinen einer verbreiteten Anerkennung. So sagt Virchow:[1]

»Wir haben es in der Hand, sowohl die ganzen Individuen, als insbesondere einzelne ihrer Organe und Systeme auszubilden und damit die individuellen Eigenthümlichkeiten nach dieser oder jener Richtung zu entfalten.«

»Unter den Mitteln, Menschen mit mehr Fleisch, Blut und Nervenmasse zu ziehen, sind vor allem entscheidend die Reize, die Erregungsmittel. Ohne Reiz giebt es keine organische Arbeit, keine Aufnahme von neuen Bildungsstoffen, keine Entwickelung.«

»Salze, Gewürze, gewisse Spirituosen und flüchtige Stoffe bringen den Organen eine Erregung, welche sie zur Stoffaufnahme bestimmt, welche ihre innere und äussere Thätigkeit wachruft.«

»Mechanische Anstösse, die Einwirkung des Lichtes, der Wärme, der Electricität und zahlreiche andere Einflüsse, welche die empfindenden Nerven oder die circulirenden Säfte oder die Gewebe selbst treffen, üben die gleiche Wirkung. Vor allem ist es die geistige Erregung, welche die grössten Resultate giebt (nicht blos das Denken, sondern auch das Thätigsein, Willensimpulse).«

## Résumé.

Es war im Kapitel über den Kampf der Theile deducirt worden, dass Processe, welche auf Reizwirkung nicht blos die functionelle Veränderung erfahren, sondern zugleich auch in ihrer Fähigkeit, Nahrung aufzunehmen und zu assimiliren, gekräftigt würden, aus allgemein dynamischen Gründen in den Organismen im Kampf der Theile die Herrschaft, die Alleinexistenz erlangen müssten, sobald sie einmal in Spuren in den

[1] Deutsche Jahrb. f. Politik und Literatur. Bd. 6. 1863. p. 349.

Organismen aufgetreten wären. Da Ursache vorhanden war, zu vermuthen, dass diese Eigenschaften nicht blos physiologisch. sondern auch morphologisch von grosser Wichtigkeit sein würden, so unternahmen wir es, den Nachweis zu versuchen, dass solche theoretisch annehmbaren Substanzen auch wirklich entstanden seien, auch thatsächlich in den Organismen existirten.

Zu diesem Nachweise mussten wir getrennte Wege einschlagen für die beiden Hauptgruppen der den Organismus zusammensetzenden Theile. Für die Stützsubstanzen, insbesondere für die Knochen- und für die Bindegewebsbildungen, konnten wir darauf hinweisen, dass in der quantitativen Ausbildung der bezüglichen Organe und in der inneren und äusseren Gestalt derselben, sowie in ihrem Verhalten, in pathologischen neuen Verhältnissen eine Identität der Leistungen dieser Gewebe mit den theoretisch ableitbaren nothwendigen Leistungen der angenommenen Substanz besteht, welche bei der Vielgestaltigkeit, in der sich diese Leistungsidentität offenbarte, ein zufälliges Zusammentreffen aus anderen, abweichenden Ursachen ausschloss, so dass wir aus dieser Identität der Leistungen auf eine Identität der Eigenschaften der Stützsubstanzen mit der angenommenen Qualität schliessen konnten.

Für die Arbeitsorgane, für deren Structur in Folge des Unbekanntseins der Gestalt der Reize keine eventuelle Uebereinstimmung mit der eventuellen Reizgestaltung nachweisbar ist, schlugen wir einen anderen, ebenso sicheren Weg ein, welcher durch die Experimente vieler ausgezeichneter Forscher geebnet war. Die Schilderung der Wirkung, welche Fernhaltung des functionellen Reizes auf diese Organe ausübte, zeigte uns, dass dabei in diesen Organen Entartung, Rückbildung, Schwund der specifischen Theile entstand, und daher mussten wir dem functionellen Reiz eine erhaltende, also auch die Assimilation stärkende Wirkung zuerkennen.

Schliesslich erörterten wir die öfter ausgesprochene und auf den ersten Blick nicht unwahrscheinliche Annahme, dass die Activitätshypertrophie uud die Inactivitätshypertrophie blos Folgen der die Fnnction begleitenden Hyperaemie, resp. des Ausbleibens der letzteren mit dem Ansbleiben der Function seien. In Folge der fundamentalen Bedentuug dieser Annahme nnd in Folge der Schwierigkeit, die Einzelwirkung zweier fast immer gleichzeitig auftretender Factoren zu beurtheilen, wurde näher auf die erstere und auf das zu Grunde liegende Problem der Ernährnug der Theile eingegangen. Es zeigte sich dabei, dass die Ernährung keine rein passive, einfach durch die Zufuhr des Nahrungsmateriales bedingte sein kann, sondern dass sie von den inneren Zuständen der Zellen abhängeu muss, in der Weise, dass die letzteren fähig sind, bei Vergrösserung der Nahrungszufuhr durch die Blutgefässe eine grössere Aufnahme zu verweigern nnd bei Verringerung der Nahrnngszufuhr die Aufnahme eventnell zn vergrössern oder constant zu erhalten und bei constanter Nahrnngszufuhr bald mehr, bald minder Nahrung aufzunehmen nnd zu assimiliren. Ausserdem sahen wir, dass die Blutzufnhr zu den Organen im Embryo in irgend einer Abhängigkeit von den Zuständen der specifischen Theile stehen mnss, so dass die letzteren fähig sind, die Blutzufuhr zu sich auf irgend einem Wege nach ihrem Verbrauche selbst zu reguliren. Ein gleiches wurde auch für die durch Nervenvermittelung bewirkte Regulation der Blntzufnhr im spätereu embryonalen und postembryonalen Leben wahrscheinlich.

Nachdem dadurch der einzig entgegenstehenden Ansicht der Boden entzogen war, konnte die Activitätshypertrophie nicht mehr als eine Wirkung der functionellen Hyperaemie und und ebensowenig die Inactivitätsatrophie als eiue Folge des Ausbleibens derselben aufgefasst werden, sondern die erstere erwies sich als eine Folge der Stärkung der Assimilationsfähig-

keit durch den functionellen Reiz, letztere als Folge der Schwächung derselben durch das Ausbleiben dieses Reizes. Die functionelle Hyperaemie dagegen erschien nur als eine begünstigende, vielleicht aber nicht einmal unerlässliche Vorbedingung der functionellen Hypertrophie.

So ist mit der Nachweisung der trophischen Wirkung des Reizes die functionelle Anpassung in ihren beiden Gruppen der Wirkung des vermehrten und verminderten Verbrauchs und der neu aufgestellten, der functionellen inneren Structur der Organe auf ein mechanisches Princip, auf den Kampf der Theile zurückgeführt, so dass ihre hervorragende, allenthalben direct das Zweckmässige bis ins letzte Molekel und bis ins feinste Structurdetail gehende und die angemessensten Grössenverhältnisse hervorbringende Wirksamkeit nicht mehr als eine teleologische, sondern als eine mechanische aufzufassen ist.

## IV.

### Differenzirende und gestaltende Wirkungen der functionellen Reize.

Dieses Kapitel stellt entsprechend seiner Ueberschrift die Folgerungen dar, welche sich aus dem in den vorhergehenden Kapiteln II und III ableiten lassen. Als Consequenzen selbst noch der Anerkennung bedürfender Ausführungen können sie natürlich nur einen untergeordneten Werth haben und sollen nur dazu dienen, zu zeigen, wohin das von mir eingeführte Princip etwa führen kann, und eventuell zur Inangriffnahme mit den Mitteln unserer Zeit lösbarer, neu sich ergebender Fragen anregen.

Kein Geschehen kann einseitig bedingt sein; jede Aenderung eines Zustandes muss durch eine hinzukommende ändernde Kraft hervorgebracht werden. So auch die Differenzirung der Organismen, sowohl die morphologische als die physiologische, sowohl die quantitative als die qualitative.

Wir wollen zunächst die morphologisch-qualitative Differenzirung und zwar zuerst die Ausbildung der Grundqualitäten, die Entstehung der Gewebe, zu erörtern suchen.

Jede Gewebsart muss also ihre besondere Entstehungsursache gehabt haben, und es ergiebt sich daraus die Frage, ob sie sie heut zu Tage noch haben müssen, oder ob gegenwärtig alle Qualitäten einfach durch Vererbung direct über-

tragen werden. Die Vererbung als chemische Uebertragung der Qualitäten der Eltern auf die Kinder als Theilstücke derselben ist kein Problem mehr, sondern eine mechanische Nothwendigkeit. Dass sie letzteres trotz des Stoffwechsels ist, bewirkt die Assimilation; denn diese ermöglicht die Uebertragung des Gesetzes der Trägheit von den physikalischen auf chemische, mit Stoffwechsel verbundene Processe. Das Problem ist also statt der Vererbung vielmehr die Entwickelung, die Hervorbildung des chemisch und morphologisch Differenzirteren aus dem Einfacheren ohne differenzirende äussere Einwirkungen, blos unter Zufuhr von Nahrungsmaterial. Dabei ist natürlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass blos einige Gewebe rein in Folge der vererbten Entwickelungsfähigkeit sich differenziren, während die anderen Gewebe, so vielleicht die Stützsubstanzen, secundär durch Einwirkung seitens der anderen aus dem embryonalen Blastem differenzirt werden. Wir wissen aber noch nichts über die Art, wie solche beiderlei Vorgänge möglich sind, und wie sie in ihrem Wesen ablaufen; denn was wir beobachten, ist blos der Verlauf der äusseren Erscheinungen. Da die Veränderungen am erwachsenen Menschen nur durch äussere umgestaltende Einwirkungen vor sich gehen, die embryonalen Differenzirungen dagegen ohne oder fast ohne solche differenzirende Reize stattfinden, so ist Veranlassung, anzunehmen, dass diese Resultate auf eine, wenn auch sicher gesetzliche, so doch andere und uns zur Zeit unverständliche Weise hervorgebracht werden. Das Wesen der embryonalen Differenzirung und ihre physikalisch-chemischen Einzelursachen sind uns daher zur Zeit gänzlich verschlossen. Es hat demnach keinen Zweck, sich des Weiteren darüber zu ergehen, und es bleibt uns nur die Frage nach den vormaligen, phylogenetischen Ursachen der Gewebsdifferenzirung: aber auch für die Beantwortung dieser Frage sind die thatsächlichen

Unterlagen sehr gering nnd wir werden uns mit sehr hypothetischen Erwägungen begnügen müssen.

Ueber die wirklichen Ursachen der vormaligen Gewebsdifferenzirnng sind wir ohne alle Kunde, aber wir haben noch hent zn Tage Gelegenheit, das Entstehen einiger derartiger Differenzirungen in Folge bestimmter Ursachen zu beobachten.

So sehen wir nach einem Knochenbruche in der grossen Entzündungsmasse, wenn die Knochenenden nicht genügend fixirt sind, nicht blos Knochen-, sondern auch Knorpel- und Bindegewebsbildnng auftreten, welche zur Entstehung einer Pseudarthrose, eines »falschen Gelenkes« führen. Diese Ausbildung specifischer Gewebe aus einer noch indifferenten Anlage nnter bestimmten Bedingungen ist ein Princip, welches histiogenetisch und vergleichend-anatomisch von der grössten Wichtigkeit ist; denn es würde nns eine discontinuirliche Entstehung der Bildungen gleichen Gewebes, z. B. der knorpelig vorgebildeten Skelettheile, anzunehmen gestatten nnd in dem gewählten Beispiele den Befnnd von E. Fick[1]) erklären, dass die Rippen im Embryo von Tritonen sich von vorn herein getrennt von dem Axenskelet knorpelig anlegen, also nicht erst durch secundäre Abgliederung ihre Selbständigkeit erlangen.

Auch entsteht öfter Knochen im Bindegewebe an Stellen, welche häufig gedrückt oder geschlagen werden, so die sogenannten Exercierknochen[2]) und Reitknochen.

Alle solche Metamorphosen von Geweben sind für nns sehr bedeutungsvoll, denn wir sehen hier wirkliche Differenzirungen des einen Gewebes aus dem anderen und zwar nicht zufolge der Vererbnng, wie bei der Neubildung eines abgeschnittenen

[1]) His und Braune, Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgesch. 1879. p. 37. Bestätigt von C. Hasse u. G. Born im Zool. Anzeiger 1879. Nr. 21.

[2]) Virchow, Die krankhaften Geschwülste. Bd. II.

Auges aus dem Stumpf des Tentakels einer Schnecke, sondern ohne Mitwirkung bestimmter Vererbung durch äussere Einwirkungen. Aber die so constatirbaren Gewebsdifferenzirungen in Folge bekannter Ursachen beschränken sich vor der Hand nur auf Umbildungen der verschiedenen Bindesubstanzformen in einander.

Kann somit auch über die vormaligen Ursachen der phylogenetischen Gewebsdifferenzirungen, da letztere gegenwärtig vererbt werden und uns jegliches Verständniss für die Selbstdifferenzirung im Embryo fehlt, heut zu Tage nichts Sicheres festgestellt werden, so erscheint es doch nicht überflüssig, noch einige weitere Betrachtungen darüber anzustellen.

Die verschiedenen Gewebe werden von verschiedenen functionellen Reizen getroffen, welche eine chemische Umänderung in den Zellen derselben hervorbringen können, sei es nun eine Erregung, welche mit Stoffumsatz in der Form des Verbrauches verbunden ist, wie bei den Muskel-, Ganglien-, Nerven- und Sinneszellen, oder eine Erregung, welche vorwiegend mit Ausscheidung einhergeht, wie bei den Drüsen unter Abscheidung des Secretes, bei den Stützsubstanzen unter Abscheidung von Intercellularsubstanz.

Es liegt uns nun daran, zu erörtern, ob diese die specifische Function veranlassenden Reize bei der ursprünglichen Gewebsdifferenzirung mitgewirkt haben können, ob also auch hier eine Art Selbstgestaltung. Selbstdifferenzirung stattgehabt haben kann, oder ob die Entstehung der entsprechenden Verschiedenheiten ganz allein auf zufällige Variationen der Organismen und Erhaltung der Varietäten durch den Nutzen für das ganze Individuum, also rein auf Darwin's und Wallace's Principien zurückzuführen sind. Hierbei wird uns das im II. Kapitel über den Kampf der Theile Entwickelte zu statten kommen und wir werden uns

mehrfach darauf zu beziehen oder dasselbe zu wiederholen haben.

Wenn z. B. einmal durch zufällige Variation in einigen Zellen der Körperoberfläche niederer augenloser Thiere Verbindungen entstanden waren, welche auf Licht in irgend einer Weise reagirten, sei es, dass sie dasselbe aufnahmen oder vermittelst Farbstoffkörnchen in Wärme umsetzten, oder sonstwie dadurch alterirt wurden, so war dies in dreierlei Weise möglich. Entweder wurde der Lebensprocess der noch indifferenten, an keinen anderen Reiz besonders angepassten und durch ihn erhaltenen Zelle durch das Licht in seiner Regenerationsfähigkeit, in der Assimilation, geschwächt: dann musste er im Kampf der Theile zu Grunde gehen, allmählich eliminirt werden, wie wir oben dargelegt haben. Oder die Vitalität der Verbindung wurde durch das Licht nicht alterirt, dann konnte sie bestehen bleiben, oder drittens, es wurde dadurch die Assimilation gestärkt, dann musste sich die Substanz den Sieg erringen und sich ausbreiten, soweit nicht andere ebenso kräftige Substanzen der Nachbarschaft Widerstand zu leisten vermochten.

Indessen ist die Wahrscheinlichkeit schon des Vorkommens für diese drei Fälle nicht gleich gross, was nicht unwichtig ist, zu berücksichtigen. Der mittlere Fall, dass die Substanzen durch das Licht nicht im geringsten in ihrer Lebenskraft alterirt werden, ist blos ein Specialfall aus der Mitte der unendlichen Reihe der Möglichkeiten und als solcher, mathematisch gesprochen, höchst unwahrscheinlich, ganz abgesehen von dem fortwährenden Wechsel des Geschehens. Denn ebenso wie ein labiles Gleichgewicht sich in der Natur nicht als dauernder Zustand findet, ebenso wenig kann eine solche Substanz in dem Wechsel alles Geschehens bestehen, sofern sie nicht durch besondere regulatorische Ursachen fortwährend erhalten wird.

Die beiden anderen Möglichkeiten dagegen haben, principiell betrachtet, gleiche Wahrscheinlichkeit ihres Vorkommens, aber nicht ihrer Erhaltung. Die erstere, diejenige, dass das Licht die Assimilation schwächend beeinflusst, hat, wie wir sahen, schon keine Chance, erhalten zu werden, gegenüber dem Specialfalle der Einflusslosigkeit des Lichtes und noch weniger natürlich gegenüber dem dritten, in welchem das Licht die Lebensfähigkeit erhöht. Daraus ergiebt sich, dass, während die Entstehung durch eine dauernd oder wiederkehrend einwirkende lebendige Kraft ungünstig und günstig beeinflusster Verbindungen gleich wahrscheinlich ist, doch blos die letztere Art der Verbindung erhaltungsfähig und damit auch steigerungsfähig ist. Diese mathematische Wahrscheinlichkeit des Vorkommens, verbunden mit der ausschliesslichen Möglichkeit der Erhaltung des Stärkeren im Kampf der Theile, giebt meiner Meinung nach derartigen theoretischen Betrachtungen schon einen gewissen positiven, nicht blos heuristischen Werth.

Im vorliegenden Falle folgert also, dass in noch indifferenten Zellen bei Variationen leichter Processe auftreten, welche durch Reize alterirt werden, und dass von ihnen nur derartige erhaltungsfähig sind und daher in den gegenwärtigen Zuständen sich vorfinden können, welche durch den Reiz in ihrer Assimilation gestärkt werden.

Der Kampf der Theile ist damit ein Princip der Züchtung von chemischen Processen in den Organismen, welche durch die lebendigen Kräfte der umgebenden Natur immer mehr gestärkt werden, also auch immer mehr darauf reagiren. Die Möglichkeiten solcher Verbindung sind natürlich ausserordentlich mannigfaltige, und der Kampf um's Dasein der Individuen wird aus ihnen, wie oben dargelegt, blos diejenigen auslesen und der definitiven Erhaltung überliefern, welche sich in ihm als auch für das Ganze nützlich bewährt haben. So z. B. bei den

Pflanzen solche Verbindungen, welche das Licht am vollkommensten verzehren, bei den Thieren in den Zellen der Netzhaut, dagegen Qualitäten, welche dasselbe am vollkommensten aufnehmen, aber am wenigsten verzehren und zur Weiterleitung zum Gehirn am besten vorbereiten, so dass die Sehfähigkeit des Individuums eine möglichst scharfe wird. Es ist somit durchaus nicht ausgeschlossen, dass auch für denselben Reiz verschiedene Qualitäten sich ausbilden und in immer weiter gehender Weise durch ihn gezüchtet werden können, wenn einmal durch Variation verschiedene Substanzen aufgetreten sind, welche durch ihn erregt werden.

In gleicher Weise musste an alle specifischen Formen der lebendigen Kräfte der Natur, welche häufig oder dauernd genug vorkamen, Anpassung der Organismen eintreten, so lange die letzteren noch genügend variirten, so lange sie noch nicht durch specifische Ausbildung mit Regulation zur Erhaltung der specifischen Natur eine gewisse Widerstandsfähigkeit gegen alterirende äussere Einwirkungen erlangt hatten, wie wir sie den heut zu Tage lebenden Wesen von den Protisten bis zum Menschen zuschreiben müssen. So ist es erklärlich, dass es Organismen giebt, welche Aufnahmeorgane für alle specifischen, häufiger in der Natur vorkommenden Kraftformen, für Licht-, Wärme-, Schall-, chemische und Massenbewegung haben; und wenn electrische Bewegung verbreiteter, dauernder und in nicht zu heftiger Intensität vorkäme, so würde jedenfalls auch für sie ein besonderes Perceptionsorgan ausgebildet sein.

Es sei hier, um Missverständnissen vorzubeugen, parenthetisch erwähnt, dass natürlich die P r o d u c t i o n lebendiger Kräfte durch die Organismen, also die Production von Massen-, Wärme-, Licht- und electrischer Bewegung, etwas ganz anderes als die Anpassung an einwirkende lebendige Kräfte ist und daher nicht hierher gehört.

Ob nun für jede Schwingungsgeschwindigkeit innerhalb einer Kraftform. z. B. der Lichtbewegung, eine besondere Anpassung gezüchtet worden ist. hing natürlich ausser von den möglichen chemischen Qualitäten von dem Nutzen solcher Einzelanpassung für das Individuum ab.

Wenn das Individuum fähig war, mit drei differenten Organen die ganze Schwingungsreihe einer Kraftform zu percipiren. sie alle auf diese drei Componenten zu reduciren. so war damit seinem Bedürfniss genügt.

Da es jedenfalls für die Thiere von grossem Nutzen sein musste, für alle Kraftformen, welche den Raum durchströmen und welche daher Beziehungen zwischen fernen Theilen zu vermitteln vermögen, indem jeder entgegenstehende Theil die Kraftformen nach seiner eigenen Natur mehr oder weniger aufnehmen und modificiren, also ihm erkennbare Zeichen seiner Anwesenheit aufprägen muss, so war es selbstverständlich, dass von den Anpassungen, welche durch den Kampf der Theile für alle vorhandenen Kraftformen gezüchtet wurden, der Kampf der Individuen bestimmte auslas, und dieselben allmählich zu immer höherer Vollkommenheit der Wahrnehmung des äusseren Geschehens züchtete.

Da wir aber für die theoretisch als möglich anzunehmenden Schwingungen, welche schneller sind als die des ultravioletten Lichts, keine Organe haben, obgleich dies doch von Nutzen wäre, so können wir daraus vielleicht rückwärts schliessen, dass derartige Kraftformen, wenn überhaupt, nur sehr schwach oder sehr selten vorkommen. Die Ursache ihres Fehlens könnte man vielleicht in der Grösse der Molekel oder in ihren Spannungsverhältnissen zu einander erblicken, welche raschere Schwingungen als etwa 800 Billionen in der Secunde nicht gestatten. Es ist aber auch die andere Möglichkeit, welche wir z. B. gleich für unseren Mangel an Wahrnehmungsfähigkeit der

ultravioletten, chemischen Strahlen des Lichts, annehmen müssen, dass die organische Materie mit den vorhandenen Elementen der Erde nicht im Stande war, aus diesen Schwingungen eine durch Nerven fortleitbare Bewegung herzustellen oder sie durch organische Substanzen unabsorbirt hindurch gehen zu lassen.

Sehr verschiedenartig unter sich sind sowohl die chemischen als die mechanischen Kraftformen und daher sind auch die Anpassungen, welche für sie existiren, sehr mannigfache.

Für die Wirkung chemischer Kräfte ist die physikalische Vorbedingung innerhalb der beiden Gruppen in derartige Wirkung zu einander tretender Stoffe, der flüssigen und der gasförmigen, dieselbe: molecularer Contact, und daher bestehen im Wesentlichen blos zwei Organformen für die chemischen Perceptionen. Aber wie die chemischen Qualitäten verschieden sind, so sind auch die Anpassungen daran verschieden. Und wenn wir auch noch kein Verständniss dafür haben, wie die derartigen Empfindungen stattfinden, so ist doch bekannt, dass wir tausende von verschiedenen Geschmacks- und Geruchsqualitäten empfinden können, welche in keiner Weise derartig gruppirt und zerlegt werden können, dass man sie auf eine Minderheit von Elementarempfindungen zurückführen könnte, wie die Klänge und die Farben.

Die meisten specifischen Sinneselemente haben zunächst ein Aufnahmestück für die Sinnesbewegung, das Sinneshaar, dessen Entstehung und Differenzirung in zweierlei Weise gedacht werden kann, je nachdem dasselbe als Cuticulargebilde und dem Stoffwechsel entzogen, also gleichsam blos mechanisch fungirend, oder als lebend und durch die Erregung chemisch verändert aufgefasst wird. Im letzteren, nach unserer Ansicht wahrscheinlicheren Falle, kann es die Substanz des Sinneshaares selber sein, welche vom Sinnesreiz verändert und gekräftigt worden ist und daher proportional dieser Kräftigung sich entfaltet hat

und selbständig durch grössere oder geringere Nahrungsaufnahme, sei es aus ihrer zugehörigen Zelle oder aus der Umgebung, sich regenerirt und vielleicht auch wächst. Letzteres, das Wachsthum des Sinneshaares, wird natürlich nur innerhalb sehr enger Grenzen zweckdienlich sein, da ein zu starkes Wachsthum theils die perceptionsfähige Gestalt des ganzen Sinnesorganes, oder blos der Sinneszelle stören würde. So ist es verständlich, dass in den Sinnesorganen Processe gezüchtet worden sind, welche, wenn überhaupt, so nur in einem Minimum der Uebercompensation fähig sind. Die letzterwähnte Art der Entstehung des Sinneshaares aus einem durch zufällige Variation aufgetretenen Fortsatz der Zelle wäre die einfachste, und wir haben auch durch die Untersuchungen von W. Kühne[1]) Stoffwechselerscheinungen in den Sehstäbchen kennen gelernt, welche sich in Aufquellung derselben bei der Thätigkeit äussern. Im ersteren Falle dagegen ist das Sinneshaar blos eine Ausscheidung der Sinneszelle und müsste, obgleich an sich todt, durch Auslese aus beliebigen Variationen im Kampf um's Dasein nach Darwin, also ohne direct züchtende Wirkung des Kampfes der Theile die Fähigkeit erlangt haben, den Sinnesreiz aufzunehmen.

Indem der Sinnesreiz die Sinneszelle durchläuft, wird seine Qualität eine Aenderung erfahren, und es erscheint daher nicht auffallend, dass diese neue Qualität wieder ein besonderes Organ, die nächstfolgende Ganglienzelle gezüchtet hat. So können durch ursprünglich vorhandene Uebercompensationsfähigkeit der Sinneszelle, welche zur Vermehrung führte, mehrere Zellen nach einander entstanden sein, welche von verschiedener Qualität sind und den Reiz beim Durchlaufen allmählich in der für die Gehirnganglienzellen nöthigen Weise metamorphosiren, wie wir das von den drei Ganglienzellenschichten der

[1]) Hermann's Handb. d. Physiologie des Gesichtssinnes. p. 310.

Netzhaut uns vorstellen können. Ihre Natur ist schon so different, dass sie ebenso wie auch der Sehnerv selber nicht durch Licht direct erregbar sind: ein Verhalten, welches auch bei den anderen Sinnesorganen insofern wiederkehrt, als die Erregbarkeit der leitenden Theile für den specifischen Reiz entweder ganz fehlt oder eine vielmal geringere ist als die des Endorganes. An dem Umstand, dass nicht in allen Sinnesorganen der Reiz mehrere Ganglienzellen zu durchlaufen hat, wird ebensowohl oder noch mehr die Auslese im Kampfe der Ganzen als der Theile betheiligt gewesen sein, wie ja stets beide Kampfesarten beim Eintritt einer Neuerung gleichzeitig in züchtende Thätigkeit treten müssen, sodass jede einzelne immer blos Eine Componente des Geschehens darstellt.

Ebenso wie die von aussen einwirkenden Reize sich bestimmte Reactionssubstanzen im Kampfe der Theile züchteten, von welchen der Kampf der Individuen blos die dem Ganzen nützlichen auslas, in der gleichen Weise werden auch die vom Organismus producirten lebendigen Kraftformen und Reize sich Reactionssubstanzen züchten, von welchen wiederum blos die nützlichsten durch Auslese der Ganzen erhalten wurden: die glatten und die quergestreiften Muskeln, die Drüsenzellen und die Bindesubstanzen.

Auf die chemischen Reize, welche der Organismus producirt, wollen wir noch besonders mit einem Worte hinweisen. Wie Pilocarpin auf die Schweissdrüsen direct Absonderung veranlassend wirkt, auch nach Nervendurchschneidung, ebenso können wohl chemische Bestandtheile des Blutes die Thätigkeit der Niere, vielleicht auch des Hoden und der Leber anregen. Für letzteres Organ wäre dabei der Regulationsmechanismus der Thätigkeit sehr einfach, wenn die durch das Pfortaderblut zugeführten Verdauungsbestandtheile die Erregung bewirkten. Vielleicht ist auch die Vergrösserung der Milchdrüse während

der Schwangerschaft auf anregende Wirkung chemischer Bestandtheile, welche aus dem Stoffwechsel des Kindes stammen, zurückzuführen. Und die Regulation der Thätigkeit der Lymphdrüsen und der Milz wird meiner Meinung nach am besten als direct durch die Beschaffenheit des Blutes vermittelt zu denken sein.

Die im Organismus wirksamen mechanischen Reize, welche theils durch die Muskelthätigkeit, theils durch die Schwerkraft producirt, theils auch von aussen her übertragen werden und die Theile bald aus einander zu ziehen, bald zu comprimiren streben, sind mannigfaltig nach Intensität, Locomotionsgrösse, Dauer, Wiederkehr und Angriffswinkel, und können danach verschiedene Reactionen des Organismus ausgebildet haben. Denn wo constant Eine bestimmte Combination dieser Eigenschaften vorkommt, wird sie im Stande sein, eine bestimmte Qualität zu züchten, wie wir das bei denjenigen Geweben, welche rein mechanischen Reizen ausgesetzt sind, bei den Bindesubstanzen sehen. Es wird ein anderer Reiz sein, welcher Knochen bildet, als der, welcher Gelenkknorpel am Leben erhält und vor der Zerstörung und Verknöcherung schützt. Und ebenso wird es ein anderer Reiz gewesen sein, welcher das leimgebende Bindegewebe und welcher die elastischen Fasern gebildet hat. Es sollen hier keine Hypothesen über die Charakterisirung der Reize für jede dieser Gewebsqualitäten ausgesprochen werden, aber sicher wird sie früher oder später versucht werden müssen, wenn die zu Grunde liegende Auffassung, dass der functionelle Reiz sei es identisch mit dem ursprünglich differenzirenden ist oder wenigstens gegenwärtig trophisch erhaltend wirkt, Anerkennung findet. Aber es wird eine sehr eingehende vergleichend-anatomische Erfahrung dazu gehören, um das Wesentliche, Gemeinsame der Bedingungen, unter welchen jede dieser Gewebsarten vorkommt, richtig zu erfassen, wenn schon die Bedingungen im einzelnen Individuum ver-

schieden genug sind, um dennoch vielleicht annähernngsweise das Richtige zu erkennen. Von grossem Werthe werden dabei die Uebergangszonen zwischen diesen verschiedenen Differenzirungen desselben Blastemes sein.

Der Grad der Anpassung des Gewebes oder der Zellen an den specifischen Reiz konnte nach dem im Kapitel von dem Kampf der Theile Dargelegten ein verschiedener sein. Einmal derartig, dass der Reiz zwar die Assimilation zu stärken im Stande ist, dass aber die organischen Substanzen auch ohne Reiz sich einigermassen zu regeneriren, also zu erhalten vermögen; ebenso wie wir annehmen, dass sie auch ohne Reiz sich, wenn auch langsamer, so doch continuirlich zersetzen.

Die im Kapitel III erwähnten Versuche an den Muskeln, Drüsen und Nerven ergaben aber nach Reizentziehung eine so rasche Entartung der Theile, dass der Reiz als unerlässlich nöthig zur Erhaltung für dieselben angesehen werden muss. Von unseren Seelenfunctionen ferner wissen wir, wie gering sie bleiben, wenn in der Jugend die Anregung derselben versäumt wird, und wie die Aufnahmefähigkeit durch längere geistige und sinnliche Unthätigkeit herabgesetzt wird, so dass auch hier der functionelle Reiz zur normalen Erhaltung unerlässlich nöthig zu sein scheint. Auch hatten wir Veranlassung anzunehmen, dass die matrices der Bindesubstanzen physiologischer Weise keine Intercellularsubstanz absondern, wenn sie nicht gereizt werden, wenn ihnen also nicht lebendige Kraft zugeführt wird. Es scheint daher, dass die Gewebe der höheren Thiere in ähnlicher Weise des Reizes zu ihrem normalen Leben bedürfen, wie die Pflanzen. Ob dies auch für die niederen Thiere gilt, ist natürlich ohne entsprechende Beobachtungen nicht zu beurtheilen. Wohl aber deutet die hohe Regenerationsfähigkeit, welche nach früheren Untersuchungen und nach den jüngsten

von P. Fraisse[1] und J. Carrière[2] fast jeden abgeschnittenen oder ausgeschnittenen Theil aus der nächsten Umgebung wieder in seiner typischen Weise herzustellen vermag, darauf hin, dass hier die Zellen nicht durch und durch an ihre specifische Function angepasst sind, sondern dass jede, sei es im Kern, oder im Protoplasma noch einen Rest wirklichen embryonalen Stoffes enthält, welcher in Thätigkeit tritt, sobald und soweit er nicht mehr durch den Widerstand der physiologischen Umgebung daran verhindert wird.

Die Anpassung an den Reiz muss eine um so vollkommenere sein, je häufiger derselbe einwirkt. Und wenn eine Substanz gewohnt ist, täglich, stündlich erregt zu werden, so wird sie beim Ausbleiben des Reizes während mehrerer Tage mehr leiden, als eine andere, welche gewohnt ist, nur selten gereizt zu werden. Dies ist ein sehr wichtiges Moment. In der gleichen Weise kann auch Anpassung an eine gewohnte mittlere Intensität des Reizes stattfinden.

Knochen, welche häufiger gebraucht werden, wie z. B. die Extremitätenknochen, werden bei Inactivität leichter der Atrophie unterliegen, als seltener gebrauchte, wie die Schädelknochen.

Mögen die verschiedenen Gewebe ursprünglich in der Phylogenese durch embryonale Variation oder irgendwelche postembryonale Einwirkung entstanden sein und mag unter letzteren der functionelle Reiz gewesen sein oder nicht, so sind die betreffenden Substanzen jedenfalls durch Einwirkung des letzteren, durch Züchtung von Reizsubstanzen unter dessen Herrschaft gekommen, da wir sie gegenwärtig von ihm abhängig erblicken. Durch ihn ist daher die formale, der Function auch bei den niedersten Wirbelthieren so auf's innigste angepasste

1) Tageblatt d. 52. Versammlung d. Naturforscher etc. in Baden-Baden 1879. p. 223.

2) Daselbst, p. 225.

Ausbildung der Theile hervorgerufen worden, und wir hatten im II. Kapitel Veranlassung zu der Annahme erhalten, dass auch zur gegenwärtigen formalen Ausbildung im embryonalen und postembryonalen Leben der functionelle Reiz für viele Theile, besonders für die Stützorgane unentbehrlich ist. Aber daraus erhalten wir keinen Anhaltepunkt zur Beurtheilung darüber, ob bei der gegenwärtigen embryonalen Entwickelung die embryonale Selbständigkeit der Theile von selber aufhört, weil durch Vererbung die Phylogenese in der Ontogenese von selber sich wiederholt, oder ob die selbständige Erhaltungsfähigkeit der Theile auch im Embryo erst durch die Einwirkung der functionellen Reize, also unter Züchtung von Reizsubstanzen stattfindet.

Sei das eine oder das andere richtig, so ist es verständlich, dass pathologische, also neue Knochenbildungen, Exostosen etc., mögen sie schon im Embryo sich ausbilden, oder erst später aus Resten embryonaler Substanz sich entwickeln, selbsterhaltungsfähig sind, da sie keine Wiederholung phylogenetischer Aequivalente darstellen und selber nicht unter Reizeinwirkung kommen. So können Exostosen lebenslang an einem Knochen unverändert sitzen, welcher selber bei Inactivität der beträchtlichsten Atrophie unterliegen würde.

Ebenso ist es verständlich, dass Drüsentheile, welche nie stark activ waren, welche vielleicht blos abgeschnürte Deckepithelien sind, wie der Hirnanhang, die Zirbeldrüse und die Schilddrüse, auch nach Aufhebung ihrer Function, also ohne dass sie noch wie sonst von dem Oberflächenreiz getroffen werden, dauernd leben bleiben, während andere, thätige Drüsen nach vollkommener Reizentziehung schon in wenig Wochen gänzlich atrophiren.

Durch die Reizeinwirkung werden wir also abhängig von derselben, wie die Pflanzen abhängig vom Lichte sind und ohne

dasselbe nicht normal leben können. Sie entwickeln sich als Embryonen im Dunkeln, aber zur späteren Entfaltnng, zum späteren normalen Wachsthum bedürfen sie des Lichtes.

So können auch im erwachsenen Individuum, wo keine embryonalen Eigenschaften, von Geschwulstkeimen abgesehen, mehr vorhanden sind, die Theile blos noch durch Reizeinwirkung wachsen, denn sie sind jetzt ganz in Abhängigkeit vom Reiz gekommen.

Vollkommene Anpassung an den Reiz würde bedeuten, dass jede Substanz, blos von dem Reize, welcher sie physiologisch allein trifft, zur Function erregt, von ihm allein am Leben erhalten und von ihm zur Vermehrung veranlasst werden könnte. Aber so vollkommen ist die Anpassung bei keinem Gewebe gediehen, denn bekanntlich werden die Nerven und Muskeln von allen lebendigen Kräften mit Ausnahme des Schalles und des Lichtes erregt, wenn auch nach Grützner[1] nicht in gleichem Maasse. Besondere Reizversuche mit verschiedenen Kraftformen unter Messung der Quantität der zur Reizung verwendeten oder gelangenden lebendigen Kraft werden erst die verschiedenen Anpassungen an besondere Reizformen zu ergeben haben.

Es müssen also, um das noch besonders hervorzuheben, in dem Leben aller Theile zwei Perioden unterschieden werden: eine embryonale im weiteren Sinne, wo die Theile sich von selber entfalten, differenziren und wachsen, und eine des Erwachsenseins, wo das Wachsthum und bei Manchen auch schon der vollkommene Ersatz des Verbrauchten nur unter Einwirkung von Reizen stattfindet. Letztere Reize können dann auch Neues hervorbringen, welches wiederum, wenn es Generationen hindurch so erzeugt worden ist, erblich wird, d. h. ohne diese

---

[1] Pflüger's Archiv f. Physiologie, Bd. 17. 1878.

Reize sich in den Nachkommen ausbildet, also in unserem Sinne embryonal wird.

Ebenso kann wohl auch ein allmähliches Sinken der Nothwendigkeit des Lebensreizes stattfinden, indem der Reiz allmählich abnimmt, kann durch Züchtung anderer Substanzen Anpassung an den geringeren Reiz eintreten und so können Organe trotz verminderter Activität erhalten bleiben, wie wir das bei den Ohrmuskeln des Menschen sehen, welche, wenn überhaupt, so blos durch irradiirende Reize schwach und nicht zur Contraction genügend erregt werden und trotzdem immer noch, wenn auch nur in sehr geringem Volumen, erhalten bleiben. Solche Erhaltung wird aber blos da möglich sein, wo das Organ keinen Kampf um den Raum zu bestehen hat, wie dies eben bei den Ohrmuskeln der Fall ist. An anderen Stellen, wo die Organe um den Raum kämpfen müssen, können weniger gebrauchte Organe nur in einem so kleinen Theile erhalten bleiben, als durch das geringe Maass der Function genügend zur Widerstandsfähigkeit gekräftigt wird, wie dieses deutlich der rudimentär gewordene, aber thatkräftige rothe Musculus plantaris der Wade des Menschen zeigt.

Zu welcher Zeit nun für jedes Gewebe und in jedem Organ die Periode des embryonalen Lebens aufhört und die des Reizlebens beginnt, ist wahrscheinlich für jeden Theil verschieden. Wir zeigten, dass die Gefässe, die Knochen und die Bindegewebsbildungen ihre normale Gestalt wahrscheinlich überhaupt nicht selbständig im Embryo ausbilden, sondern blos secundär. Und zwar ist diese Abhängigkeit wahrscheinlich nicht blos eine morphologische, indem irgend ein morphologischer Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Muskels und seiner Fascie besteht, sondern eine functionelle in der Weise, dass die dynamische Ordnung des Faserverlaufs der Fascie sich durch die embryonale Function der Muskeln ausbildet. Das Gleiche gilt

von den Blutgefässen, welche wohl neben dem Herzen am frühesten von allen Theilen ihr Reizleben beginnen. Danach folgen vielleicht die bindegewebigen Bildungen, aber wohl in den verschiedenen Organen zu verschiedener Zeit. Das Allgemeine ist, dass diejenigen Organe, welche schon im Embryo ihre specifische Function versehen, auch schon im Embryo Reizleben führen werden, nach dem Maasse dieser Function. Ob die Drüsen schon fungiren, wissen wir im allgemeinen nicht, aber von der Niere und der Leber haben wir Grund es anzunehmen.

Wenn es nicht Thiere gäbe, welche hörend und sehend geboren werden, so könnte man nach den Beobachtungen Preyer's[1], dass der Mensch erst mehrere Stunden nach der Geburt auf Licht und noch beträchtlich später auf Schall reagirt, glauben, dass die functionellen Reize für diese Sinnesorgane erst nöthig wären, um dieselben in functionsfähigen Zustand zu versetzen. Vielleicht auch müssen erst Nervenbahnen in den Centralorganen durch den Reiz für denselben wegsam gemacht werden. Jedenfalls scheint es kein Unentwickeltsein in Folge Zeitmangels zu sein in der Weise, dass durchaus vierzig Wochen und einige Tage zur genügenden Ausbildung nöthig wären, denn dann müsste bei früh geborenen Kindern der Mangel sehr evident die entsprechende Zeit, zehn bis zwölf Wochen dauernd, hervortreten. Da dies nicht der Fall ist, so scheint es mir in der That annehmbar, dass den entsprechenden Theilen eine Vollendung in den feinsten Molecularverhältnissen fehlt, welche erst der functionelle Reiz hervorzubringen vermag.

Gehen wir nun nach dieser für ihren nothwendig hypothetischen Character etwas ausführlichen Betrachtung der qualitativen Wirkung der Reize zur quantitativen, also vor-

[1]) Kosmos, Zeitschr. f. monist. Weltauffass. Bd. III. p. 32.

zugsweise gestaltenden Wirkung derselben über, um sie noch in einigen Eigenschaften kennen zu lernen, welche im vorigen Capitel beim Vergleich der eventuellen Leistungen durch den Reiz gekräftigter Processe mit den thatsächlichen Einrichtungen der Organe nicht genügend erörtert worden waren.

Wir hatten gesehen, dass dem functionellen Reize eine die Assimilation stärkende Wirkung bis zur Uebercompensation des Verbrauchten zukommt und dass daher mit der Stärke oder Häufigkeit des Reizes auch seine stärkende Wirkung zunehmen müsse, womit ein Princip der zweckmässigsten quantitativen Selbstregulation der Organentwickelung gegeben war. Diese Selbstregulation wirkt in der Art, dass ein Organ durch stärkeren Gebrauch selber auch grösser und stärker und so zu grösseren Leistungen befähigt wird. Es ergiebt sich fernerhin auch, dass ein Organ, welches zur Assimilation des functionellen Reizes bedarf, bei vermindertem Gebrauch in seiner Ernährung sinken und eine Verkleinerung seines Volumens erfahren muss, welche eine höchst zweckmässige Materialersparniss darstellt. Dieses Geschehen ist aber an den Stoffwechsel gebunden und es ist morphologisch dabei einerlei, ob die Stoffzersetzung mehr oder weniger an die Function geknüpft ist, wie bei den Muskeln und Drüsen, oder etwa in einer gewissen Unabhängigkeit von ihr stattfindet, wie vielleicht bei den Stützsubstanzen. Von letzteren wissen wir eigentlich gar nichts darüber. Blos von den Knochen haben uns Kölliker und Wegner gelehrt, dass fortwährend durch besondere grosse Zellen, die Osteoblasten oder Myeloplaxen, Auflösung der Knochensubstanz an vielen Stellen des Organes stattfindet, während gleichzeitig an anderen Stellen durch andere Zellen, die Osteoblasten, Knochensubstanz neu gebildet wird, so dass also ein stetiger Stoffwechsel des Organes stattfindet; wenn er auch nicht, wie bei den Arbeitsorganen, innerhalb der Zellen sich vollzieht, sondern in gänzlicher Entfernung submacro-

scopischer Theile und Neubildung an deren Stelle besteht. Ausserdem wissen wir, dass in der That bei Inactivität die Knochen schwächer werden, indem die einzelnen Bälkchen sich verdünnen und vermindern und so das ganze Organ schwächer wird. Eines der treffendsten Beispiele von Inactivitätsatrophie der Knochen bietet der vollkommene Schwund der Zahnfortsätze der Kiefer nach dem Ausfallen der Zähne im Greisenalter, durch welchen z. B. der Unterkiefer um $1\frac{1}{2}$ bis 2 cm seiner Höhe erniedrigt und dadurch zu einer runden Spange von Bleistiftstärke reducirt wird. Diese Atrophie nun lässt sich in derselben Weise erklären, wie die Atrophie der Arbeitsorgane, indem bei Mangel des functionellen Reizes weniger oder kein Knochen neu gebildet wird, während die Knochenauflösung entweder dieselbe bleibt, oder nur weniger sich verringert. Welchen Gesetzen aber diese Knochenauflösung im Kampf der Osteoklasten gegen die Knochensubstanz folgt, an welchen Stellen sie stärker angreift, ob vielleicht an den Stellen, welche nicht mehr genügend durch den Reiz getroffen werden, oder an denen, welche schon lange fungirt haben, darüber ist nichts bekannt.

Ueber den Stoffwechsel und die physiologische Regeneration des Bindegewebes haben wir gleichfalls keine Kenntniss; aber vorkommende Atrophieen deuten auf einen Stoffwechsel des Gewebes hin, und es ist das Wahrscheinlichste, dass auch hier der Vorgang ähnlich wie bei den Knochen stattfindet, dass hier vielleicht die weissen Blutzellen normaler Weise, wie sie es bei der Entzündung pathologisch thun, die Fasern auflösen, während der verringerte functionelle Reiz die Bindegewebszellen nur in zum Ersatze ungenügendem Maasse veranlasst, neue Fasern abzuscheiden.

Werden so alle Grössenverhältnisse in einer den physiologischen Bedürfnissen entsprechenden Weise auf dem Wege

der Selbstregulation ausgebildet, so geschieht das Gleiche in vielen Fällen durch dasselbe Princip mit den **Gestaltverhältnissen der Organe**. Localisirt sich z. B. der Reiz vorzugsweise an Einem Theile eines Organes, z. B. bei einer besonderen Bewegungsweise, an dem unteren oder oberen Rand eines Muskels, der aus Fasern von verschiedener Richtung besteht, so werden sich die Muskelfasern blos an dieser Stelle vermehren, während vielleicht am entgegengesetzten Rande durch den geringen Gebrauch eine Atrophie stattfindet, wodurch dann die ganze Gestalt des Organes mit der Zeit eine Umänderung erfährt. Dieses könnte z. B. vorkommen, wenn durch embryonale Variation die Gelenkenden eines Knochens eine die Bewegungsweise alterirende Aenderung der Gestalt erfahren haben; und umgekehrt kann das Gleiche an den Knochen stattfinden, wenn durch embryonale Variation die Muskelanordnung verändert worden ist: denn es werden dann durch den anders wirkenden Druck der Muskeln bei der Thätigkeit die Gelenkenden entsprechend umgeformt werden. Das gleiche Schicksal muss dabei den zugehörigen Gelenkbändern zu Theil werden, und auch die Fascien müssen, entsprechend dem anderen Zug, eine andere Structur erhalten. Als ein eclatantes Beispiel derartiger Umformung der Knochen erinnere ich an die Gestalt des Klumpfussskeletes: hier zeigen sich sämmtliche Knochen der Fusswurzel und des Mittelfusses beträchtlich den neuen Verhältnissen entsprechend verändert.[1]) Eine gleiche Umänderung der Gestalt des Organes durch ungleichmässige Inanspruchnahme seiner Theile musste im Gehirn stattfinden, wenn in besonderen Partien desselben durch besonders starken Gebrauch die eingelagerten specifischen Elemente zur Vermeh-

---

1) Die Anschauung dieses Verhaltens verdanke ich Herrn Prof. W. Braune, welcher die Güte hatte, mir ein ausgezeichnetes Exemplar zur Untersuchung zu überlassen.

rung angeregt und so die betreffende Gegend vor den anderen vergrössert wurde, nur dass hier der Process jedenfalls sehr langsam vor sich gegangen sein wird, so dass erst nach einer viele Generationen hindurch fortgesetzten Aenderung des Gebrauches die Aenderung der Gestalt bemerkbar wurde, während dagegen bei den Muskeln und Knochen die Aenderung schon im Laufe weniger Jahre, ja bei kleinen Thieren schon in wenig Monaten in erkennbarer Weise sich ausbildet, wenn durch künstliche oder pathologische Eingriffe eine Aenderung der Bewegung erzwungen worden ist.

Ob ungleiche Vertheilung der Function auch in den drüsigen Organen stattfindet, ist nicht bekannt und blos in dem Falle wahrscheinlich, dass zuvor durch embryonale Variation ungleiche Qualitäten aufgetreten sind. Ich glaube daher, dass die Gestaltänderung dieser Organe bei der Activitätshypertrophie vorzugsweise durch ungleiche Widerstände bedingt sind.

Aber nicht blos die äussere Gestalt, sondern auch die innere Structur kann durch dasselbe Princip der Stärkung durch den Reiz beeinflusst und direct auf das Zweckmässigste gebildet werden, insofern der Reiz selber bestimmte Gestalt besitzt oder anzunehmen bestrebt ist. Am erkennbarsten wird dies bei denjenigen Theilen, welche eine statische Function haben, da hier der Reiz bestimmte Formen annimmt, welche uns die graphische Statik erkennen lehrt. Jeder weiss, dass der Druck sich in einer gebogenen oder schief belasteten Säule nicht im ganzen Querschnitt gleichmässig vertheilt, und dass er sich längs gewisser Linien fortpflanzt. Diese Linien werden bestimmt von der eigenen Gestalt des Gebildes, sowie von der Lage und Gestalt der Fläche, auf welche der Druck zunächst übertragen wird. In der gleichen Weise muss sich der Druck auch in den Knochen innerhalb gewisser Linien am stärksten fortpflanzen, und die in diesen Richtungen liegenden knochen-

bildenden Zellen (Osteoblasten, werden also am stärksten von dem Reize zur Knochenbildung getroffen und daher am stärksten knochenbildend thätig sein. Daraus ergiebt sich, dass diese Linien selbst bei gleichmässiger Vertheilung der Resorption durch die Osteoklasten am meisten hervortreten müssen. Und es kommt ferner dazu, dass, wenn diese Linien genügend fest durch Knochensubstanz ausgebildet sind, sie den anderen Stellen den Druck entziehen, so dass nach der Resorption an diesen Stellen kein Knochen wieder gebildet werden kann. Unterbrechen ferner, wie wohl öfter vorkommen mag, die Osteoklasten die Drucklinien, so wird sich der Druck auf andere benachbarte Partikel vertheilen und diese werden nun in Folge stärkeren Reizes stärker werden. Also auch in dem eigenartigen, mit gänzlicher Zerstörung der geformten Theile einhergehenden Stoffwechsel der Knochen muss sich immer wieder die den statischen Drucklinien entsprechende Structur ausbilden, wie es denn auch thatsächlich und zwar selbst in ganz neuen Verhältnissen, bei schief geheilten Knochenbrüchen etc. geschieht.

Auf dieselbe Weise finden auch die von Grossmann und J. Wolff als beim appositionellen Knochenwachsthum nöthig aufgewiesenen inneren Structurumwälzungen ihre Erklärung. Diese Autoren wandten gegen die Theorie vom rein appositionellen Knochenwachsthum ein, dass bei demselben während des Wachsthums der Knochen zur fortwährenden Erhaltung immer derselben statischen Structur der Spongiosa fortwährende innere Umwälzungen unter Resorption und Neubildung stattfinden müssen, deren die Ausführung bestimmende Momente bisher allerdings gänzlich unbekannt waren. Nach dem hier dargelegten Principe der functionellen Selbstgestaltung der functionellen, in specie »statischen« Structur ergiebt sich von selber, das jeder Knochen während des Grösserwerdens immer von neuem dieselbe Structur in grösserem Maassstabe unter Auflösung und

Anbildung erzeugen muss, so lange seine äussere Gestalt der früheren im mathematischen Sinne »ähnlich« bleibt und die Belastungsweise keine Aenderung erfährt. Das ist jetzt ebenso selbstverständlich, wie sich bei Aenderung dieser Verhältnisse die der neuen Druckvertheilung entsprechende Structur von selber ausbilden muss.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, in einem solchen letzteren Falle, etwa bei einem Knochenbruche, den ganzen Vorgang nach unserer Auffassung durch zu denken. Durch die Zusammenhangstrennung eines Knochens, auch wenn sie ohne Verletzung der Haut und ohne Zertrümmerung des Knochens an den Bruchenden erfolgt, werden an der Bruchstelle die Osteoblasten der inneren und äusseren Knochenhaut, (des Endost und des Periost) und der den Knochen durchziehenden Haversischen Kanäle fortwährend kleinen Bewegungsinsulten ausgesetzt, wofür sie, die fest an den Knochen geschmiegt in fast absoluter Ruhe zu leben gewohnt sind, höchst empfindlich sein werden. Da mechanische Reize bei ihnen trophisch anregend wirken, so beginnen sie eine sehr ungestüme Vermehrung mit allmählich nachfolgender, gegen die Bewegung schützender Knochenabsonderung, welche letztere zunächst so lange andauern wird, bis dieser Schutz ein genügender ist, bis die Ruhe wieder hergestellt ist, oder eventuell bis die knochenbildende Kraft erschöpft ist, was bei geschwächten Individuen nicht selten vor der neuen Consolidirung stattfindet. Die Ruhe ist wieder hergestellt, wenn eine continuirliche, genügend dicke Knochenmasse beide Bruchenden wieder verbindet. Ist dies geschehen, so werden die Verhältnisse mit einem Male andere; die fremden Reize hören auf und die einzigen Reize sind wieder die statischen, welche sich durch den Druck der alten Knochentheile in bestimmten Richtungen in die neugebildete Reactionsmasse fortpflanzen. Und es wird blos innerhalb dieser Drucklinien in Zukunft nach

der Resorption wieder Neubildung stattfinden, so dass sich allmählich die den nenen Verhältnissen entsprechende statische Structur ausbildet, während die übrige Kallusmasse nnd die etwaigen überstehenden Knochenenden mit der Zeit mehr und mehr resorbirt werden.

In ähnlicher Weise wird sich die Ausbildung der statischen Structur an den Sehnen, Aponeurosen, Bändern nnd Fascien und an dem Trommelfell vollzogen haben, indem gleichfalls diejenigen Zellen, welche am meisten von dem in bestimmten festen Richtungen am stärksten wirkenden Reiz, dem Zug, getroffen werden, am meisten Intercellularsubstanz abscheiden, nnd nach genügender Abscheidung den in anderen Richtungen liegenden Fasern den Reiz gänzlich entziehen, so dass sie nach ihrem physiologischen Schwund nicht wieder von nenem gebildet werden können. Um es noch im Einzelnen auszuführen, so müssten in den Fascien und im Trommelfell, da sie nach verschiedenen Richtungen dem Zug nnterworfen werden, im Laufe der Generationen blos die beiden Richtungen, welche am meisten in Anspruch genommen werden nnd auf welche sich auch alle anderen zerfällen lassen, als die alleinig insubstantiirten sich ausbilden, denn selbst bei ursprünglich verwirrter Faseranlage mussten diese Richtungen durch stärkere Reiznng der in ihnen liegenden Zellen hypertrophisch werden, wonach sie allen Richtungen, welche schief zu ihnen liegen, mit der Grösse des Cosinus dieses Winkels den lebenerhaltenden Reiz entzogen nnd ihre Regeneration nnmöglich machten. Zwei solche in geeigneten Richtungen zn einander stehende Componenten in einer Fläche werden, wenn sie genügend stark gestützt sind, alle anderen Richtungen vollkommen entspannen, nnd es müssen daher in allen flächenhaften Gebilden die Richtungen der beiden stärker in Anspruch genommenen Componenten schliesslich die alleinig insubstantiirten bleiben, indem sie alle anderen Rich-

tungen durch Reizentziehung im Kampf der Theile besiegen. Es findet also dasselbe statt, wie bei den Knochen innerhalb dreier Dimensionen.

Die Thatsache des Vorkommens dieser Reduction in vielen Richtungen stattfindender Wirkungen auf die am stärksten in Anspruch genommenen Componenten, diese höchst zweckmässige Zerlegung, welche wiederum etwas von selber ausgebildet zeigt, was die angewandte Physik erst seit relativ kurzer Zeit erkannt und dargestellt hat, halte ich für eines der wichtigsten und unumstösslichsten Beweismittel für die von mir aufgestellte Reizhypothese und habe sie daher oben in dieser Weise verwendet. Die Beweiskraft liegt darin, dass die bezüglichen Bildungen unendlich vielgestaltig sind und trotzdem durch die aufgestellte Hypothese ihre vollkommenste Erklärung finden.

Wie viel Generationen aber zur Ausbildung einer so vollkommenen Reduction auf zwei Componenten nöthig gewesen sind, kann natürlich erst beurtheilt werden, wenn wir durch Beobachtungen in neuen pathologischen Verhältnissen festgestellt haben, wie gross die individuelle Anpassungsbreite in dieser Beziehung ist. Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, dass wenigstens Andeutungen solcher Faserordnungen nach den constanten Richtungen stärksten Zuges bei diesen weichen Bildungen des Bindegewebes auch aus verwirrter Anlage, blos durch wiederholte Wirkung dieses Zuges auf dem Wege einfacher mechanischer Umordnung hätten entstehen können.

Bei denjenigen bindegewebigen Organen, welche wie die Haut und die Gelenkkapseln abwechselnd in verschiedener Richtung in stärkster Weise in Anspruch genommen werden, konnte natürlich eine derartige Zerfällung auf z w e i Componenten nicht stattfinden, und es musste eine verwirrte Faseranlage bestehen bleiben. Wenn aber trotzdem einige Richtungen wiederum vorzugsweise in Anspruch genommen wurden, so

musste auch in diesen Richtungen die Faserung vorzugsweise zur Ausbildung gelangen, wie wir das in der Haut auf der Streckseite der Gelenke sehen.

Die Wirkung der stärkeren Activitätshypertrophie in den stärker gebrauchten Richtungen und der ihr folgenden Reizentziehung und Inactivitätsatrophie der weniger gebrauchten Richtungen beschränkt sich nicht blos auf Ausbildung des inneren Structurdetails der Organe, sondern sie erstreckt sich auch auf die Ausbildung der Lage und Gestalt ganzer bindegewebiger Organe und ihre Producte tragen auch hier wieder den Charakter höchster Zweckmässigkeit.

Denken wir uns z. B. die Harnblase als eben phylogenetisch neu entstandenes kleines Organ in der Wirbelthierreihe und als solches nur durch ein wenig Bindegewebe, in welchem keinerlei Sonderung von Faserzügen zu unterscheiden ist, an der vorderen Bauchwand befestigt. Wenn nun dieses Organ längere Zeit bestehen bleibt und wächst, so werden in der befestigenden gleichartigen Bindegewebsschicht allmählich Differenzirungen eintreten, welche davon herrühren, dass der Zug des Organes und seines Inhaltes in manchen theils von der gewohnten Haltung des Thieres, theils von den Configurationsverhältnissen der Umgebung abhängigen Richtungen und an manchen Stellen stärker wird. Indem an diesen am stärksten in Anspruch genommenen Stellen das befestigende Gewebe hypertrophirt, wird das umgebende und zwischenliegende Gewebe mehr und mehr entspannt und demgemäss atrophiren, genau wie vorhin in den kleineren Verhältnissen innerhalb der Organe. Sobald die hevorzugten Stellen stark genug sind, um den Zug allein auszuhalten, ist die Umgebung derselben ganz entspannt und wird ganz atrophiren, sodass die verstärkten Theile jetzt als discrete Bänder erscheinen. Diese Discretion wird um so stärker ausgeprägt sein, je constanter die Rich-

tungen des Zuges sind, je weniger also durch Wechsel des Zuges die Umgebung wieder mit benutzt wird: so sehen wir an den accessorischen Gelenkbändern die Sonderung von der Umgebung so vollkommen scharf ausgebildet, dass sie geradezu glänzende Oberfläche haben, während dies bei den Bändern der Harnblase, entsprechend der vielfach wechselnden Zugrichtung, natürlich nicht der Fall ist. Mit demselben Umstand der mehr oder minder grossen Constanz der Zugrichtung bildet sich, wie oben erwähnt, auch mehr oder weniger einheitliche Faserrichtung aus.

So führt dieses selbe Princip der trophischen Wirkung des functionellen Reizes im Kampf der Theile beim Bindegewebe, ausser zur Ausbildung der zweckmässigsten innern Structur, noch zur Ausbildung das Stärkste leistender discreter Organe an den leistungsfähigsten Stellen. Damit will ich aber nicht die Behauptung aufgestellt haben, dass alle Bänder auf diesem Wege der functionellen Selbstgestaltung entstanden seien: vielmehr wird die Anlage wohl manches Mal durch embryonale Variation nach Darwin stattgefunden haben und erst secundär die vorhandene Gestalt und die durchgehende Faserrichtung durch functionelle Anpassung ausgebildet worden sein. Dies scheint mir z. B. für die Ligg. coracoacrom., sacrospinos. und sacrotuberos. der Fall gewesen zu sein. Entscheiden kann in diesen Fragen nur die eingehendste vergleichend-anatomische Untersuchung: denn wo uns diese die Verhältnisse der ersten Anfänge derartig aufweist, dass sie durch functionelle Selbstgestaltung hätten hervorgebracht werden können, so werden wir keinen Anstand nehmen, sie ihr auch zuzuschreiben.

Auch bei den Knochen entstehen grössere Gestaltverhältnisse als die statische Anordnung der Spongiosa aus denselben Principien. Da bei tragenden Säulen die äusseren Theile mehr zu tragen haben, so werden auch beim Knochen die äusseren Theile mehr zur Activitätshypertrophie angeregt

werden und so den Knochen verdicken. In dem Maasse aber, als der Knochen sich aussen verdickt, werden die inneren Theile entlastet, sodass schliesslich im Innern durch Inactivitätsatrophie gänzlicher Schwund der Knochensubstanz entsteht, welcher zur Röhrenbildung führt. Es ist somit ein Princip gegeben, den Knochen immer nach aussen hin zu verdicken und innen auszuhöhlen und dadurch mit immer weniger Knochensubstanz das Höchste an Festigkeit zu leisten, denn je grösser der Durchmesser einer hohlen Säule ist, um so weniger dick braucht ihre Wandung zu sein. Wenn wir nun auch nicht wissen, warum die derartige äussere Zunahme der Röhrenknochen nicht stetig fortschreitet, sondern ihr bestimmtes Ende findet, bei Säugethieren früher, bei Vögeln später, so muss doch der Vorgang selber auf die angegebenen Ursachen zurückgeführt werden. Und es ist kein Grund vorhanden, das Gesagte blos von den Röhrenknochen gelten zu lassen, sondern in gleicher Weise werden die Höhlungen im Stirnbein, im Oberkieferbein, im Wespenbeinkörper, im Siebbeinlabyrinth und im Zitzenfortsatz des Schläfenbeines ihre dynamische Erklärung finden, wenn uns auch hier wieder die Ursache der Abgrenzung des Processes unbekannt ist. Welches Gewebe der Atrophie nachfolgt und den freien Raum einnimmt, ob sich Knochenmark bildet, wie in den Röhrenknochen, oder ob angrenzende Epithelien nachwachsend den Raum auskleiden, wie in den erwähnten Höhlungen der Schädelknochen, oder ob dies wie bei den Vögeln durch Auswüchse der Lungen geschicht, wird jedenfalls durch accessorische Momente bestimmt, deren Erklärung an dieser Stelle Niemand verlangen wird.

Auf dem Wege der Selbstgestaltung unter Reizeinwirkung entstehen wohl auch noch allenthalben an Stellen, wo grosse Verschiebungen benachbarter Organe gegeneinander stattfinden, durch Ueberdehnung und nachfolgende Atrophie des lockeren

Bindegewebes die Höhlungen der Schleimbeutel und Sehnenscheiden. Dagegen ist wohl die Entstehung der Pleuroperitonaealhöhle und noch mehr des Subduralraumes auf embryonale Variation zurückzuführen. Nicht blos der Schwund, sondern auch überhaupt die quantitative Ausbildung des lockeren Bindegewebes, welche allenthalben z. B. zwischen benachbarten Muskeln genau dem Grade der vorkommenden Dislocation gegeneinander entspricht, kann als durch functionelle Selbstgestaltung hervorgebracht aufgefasst werden, da sie sich stets genau den individuellen Verhältnissen, wie sie durch Berufsthätigkeit etc. bedingt sind, angepasst zeigen. Sie brauchen und können daher nicht als durch beliebige Variation und Auslese des Zweckmässigen nach Darwin entstanden angenommen werden.

Als Wirkung gestaltenden Reizes muss ferner die Gestaltung des Lumens der Blutgefässe aufgefasst werden, welche, wie ich beschrieben habe, die Gestalt eines frei aus der runden seitlichen Oeffnung eines durchflossenen Rohres ausspringenden Flüssigkeitsstrahles darstellt. Ich zeigte, dass diese fein characterisirten Bildungen nur entstehen können, wenn die Blutgefässwandung, insbesondere die Intima (die innerste Haut), — welche ja keine Gefässe hat, so dass also schon aus diesem Grunde die ernährenden Gefässe bei der Entstehung dieser Einrichtungen gar nicht hätten mitwirken können — wenn die Intima die wunderbare Fähigkeit hat, allein dem kräftigen Seitendruck der Flüssigkeit Widerstand zu leisten, dagegen jedem Anprall von Flüssigkeitsstrahlen, auch den unmessbar feinsten, also jedem einseitig wirkenden Druck, vollkommen nachzugeben. Von einer mechanischen Selbstgestaltung durch den Flüssigkeitsstrahl kann hier nicht die Rede sein, da es unmöglich ist, dass eine Substanz, welche in gewissen Richtungen einen Druck von mehreren hundert Gramm, ohne im geringsten nachzugeben, auszuhalten vermag, in der dazu senk-

rechten Richtung einem Druck von Milligrammen nachgeben sollte. Wir müssen hierfür schon an die Eigenschaften lebender Substanz appelliren; aber bei Annahme dieser von uns supponirten, allerdings zur Zeit unverständlichen Eigenschaft, — wie wir ja überhaupt die organischen Qualitäten noch nicht verstehen — bei Annahme dieser Qualität ergeben sich dann alle die im ersten Kapitel erwähnten verschiedenen Gestaltungen der Blutgefässe in allen Theilen des Körpers von selbst.

Bei den Arbeitsorganen: Muskeln, Drüsen, Ganglienzellen und Nerven, ist uns über eine bestimmte Form, in welcher der Reiz sich zu verbreiten strebt, und welche er daher den Gebilden, in welchen er sich verbreitet, zu verleihen tendirt, nichts Sicheres bekannt. Aber vermuthungsweise könnte man annehmen, dass aus solchem Grunde vielleicht die Nerven cylindrisch, im ganzen Verlauf gleich dick und im Querschnitt rund sind, und möglichst gerade, nie geschlängelt verlaufen, so dass Biegungen nur vorkommen, wenn sie durch äussere Verhältnisse erzwungen werden. Denn auch chemische Processe werden, wenn sie eine Richtung haben, dem Gesetz der Trägheit folgen und die Richtung nicht ohne besondere Ursache ändern. Warum aber die sympathischen Fasern bandförmig sind, das vermögen wir nicht abzuleiten. Ebenso könnte man für die kugelige oder spindelförmige Gestalt der Ganglienzellen mit konischem Uebergang von und zu den Nerven vermuthen, dass dies durch die Ausbreitungsformen der Erregung bedingt sei. Aber es lassen sich bei unserer Unkenntniss der Verhältnisse ebenso gut andere Vermuthungen darüber aufstellen.

Aber bezüglich der Verbindung der Ganglienzellen zu Zusammenordnungen (Coordinationen) der Gedanken und der Bewegungen scheint der Reiz von direct gestaltendem Einfluss zu sein. Nach der heutigen Auffassung der Physiologie stellen wir uns die Zusammenordnung der seelischen Einzeleindrücke

zu Gedanken und der Muskelfasern zu Bewegungen vor als vermittelt durch fadenförmige Verbindungen der Ganglienzellen, welche letzteren der Sitz der Einzel-Innervationen seien. In dem reichen angeborenen Fadennetz zwischen den Ganglienzellen kann nun der Reiz Fäden ausbilden, gangbarer machen und so die betreffenden Ganglienzellen und ihre Functionen in festeren Zusammenhang bringen, sodass letztere leichter zugleich oder nach einander ablaufen. Das ist die Art, wie wir uns gegenwärtig den Vorgang der Uebung, so weit er in den Centralorganen abläuft, vorstellen müssen.

Etwas evidenter ist die gestaltende Wirkung an den Muskeln, am wenigsten noch an den quergestreiften. Da in diesen letzteren, wie im vorigen Kapitel erwähnt, die Querstreifung nach Durchschneidung des dem Muskel zugehörigen Nerven undeutlich wird, so scheint es, dass der Reiz zugleich eine polarisirende Wirkung auf die Disdiaklasten (Fleischprismen in der Muskelfaser) ausübt, und dass er so die Ordnung derselben in Quer- und Längsreihen aufrecht erhält. Auch für andere Formverhältnisse der Faser kann der Reiz noch bestimmend wirken; da ich indessen darüber eine Specialuntersuchung begonnen habe, so verzichte ich an dieser Stelle auf weitere Mittheilungen.

Bei den aus glatten Muskelfasern bestehenden Gebilden zeigt sich bestimmt eine Gestaltung, welche in Beziehung zur Wirkung des functionellen Reizes, sowie zur Funktion selber stehen. Zur Erklärung der bezüglichen Bildungen muss nämlich angenommen werden, dass zur Erhaltung der glatten Muskeln nicht blos der functionelle Reiz, sondern auch die Function selber, die active Ueberwindung eines Widerstandes unter Verkürzung nöthig ist. Ein Umstand, der wohl von anatomischer Seite nicht bestritten werden wird, da jeder Anatom weiss, dass überall da, wo durch Entwickelungsänderung diese

Gelegenheit geschwunden ist, auch die Muskeln schwinden. So sagt z. B. Henle[1]: »Es ist eine bekannte anatomische Thatsache, dass Muskeln zu Bindgewebe entarten, wenn die Theile, zwischen welchen sie ausgespannt sind, unbeweglich werden.« Die glatten Muskelfasern nun haben bekanntlich keine bestimmten Ursprungs- und Ansatzpunkte, welche der Faserung bestimmte Richtungen ertheilen, sondern sie bilden Häute, in welchen sie eigentlich beliebig durch einander liegen könnten. Das ist aber nicht der Fall, sondern sie liegen, wie in Capitel I erwähnt, in den verschiedensten Organen, in denen sie vorkommen, immer blos in den Richtungen der stärksten Leistungsfähigkeit, und es spricht sich darin wieder die Reduction auf die kräftigsten Componenten aus. So sahen wir in den cylindrischen Hohlorganen, dem Darm, den Harnleitern, den Samenleitern, den Blutgefässen etc., blos Quer- und Längsmuskelfasern, deren Entstehung wir abweichend von den besprochenen ähnlichen Verhältnissen der bindegewebigen Organe hier bei der Activität der Theile auf die Weise ableiten können, dass aus einer verwirrten Anlage diejenigen Fasern, welche in diesen Richtungen lagen, am meisten Gelegenheit zur Verkürzung und der Ueberwindung von Widerständen fanden und dem entsprechend den schief dazu gelagerten Fasern die Gelegenheit zur Thätigkeit benahmen. An den blasenförmigen Organen, wie der Harnblase und Gallenblase, welche blos in einer bestimmten Richtung, gegeben durch die Abflussöffnung, einen locus minoris resistentiae darbieten, gegen welchen hin die stärkste Verkürzung möglich ist, haben wir Faserzüge, welche von diesem Orte aus meridional das Organ überziehen. Indem diese in der Function bevorzugte Richtung durch die Abfuhröffnung bestimmt gegeben ist, beraubt sie bei gehöriger materieller Unterstützung alle schief zu ihr liegenden Faserzüge

[1]) J. Henle, Handb. der syst. Anatomie, Muskellehre p. 13 u. 16.

der Thätigkeit um den Cosinus dieses Winkels, so dass blos die senkrecht dazu vorhandenen, also in Parallelkreisen das Organ überziehenden die nach ihr leistungsfähigsten sein mussten. Diese beiden aus diesen Gründen vorzugsweise ausgebildeten Fasern waren im Stande, die Fasern aller anderen Richtungen zu entspannen und damit dem Schwunde anheimzugeben.

Bei der Gebärmutter, welche beim Menschen nur relativ selten zur Contraction gelangt, können wir vielleicht die weniger vollkommen durchgeführte Anordnung auf diesen Umstand seltner Functionirung zurückführen, abgesehen von den Aenderungen, welche die seitliche Einmündung zweier Kanäle hervorbringt. Bei Säugethieren, welche, wie Kaninchen und Mäuse, ihre Gebärmutter mehr in dieser Weise gebrauchen, schien mir auch die Faserordnung vielmehr unseren Regeln zu entsprechen. Ich will gleich noch an dieser Stelle hinzufügen, dass ich geneigt bin, die rasche Atrophie der Muskelsubstanz der vergrösserten Gebärmutter nach der Ausstossung des Kindes, welche das Organ in 14 Tagen um $^2/_3$ seines Gewichts verkleinert oder nach Ausstossung einer grossen Geschwulst als eine Folge der eingetretenen Entspannung aufzufassen; denn wenn bei diesem Organ schon eine Vergrösserung des Inhaltes durch Spannung zur Hypertrophie Veranlassung giebt, so kann auch die vollkommene Entspannung nach der Entleerung des Inhaltes eine genügende Ursache zur Atrophie abgeben. Jedenfalls glaube ich nicht, dass die letztere eine Folge plötzlicher, mit der Ausstossung eingetretener Anaemie ist, da die Ursache einer spastischen Verengerung der Gefässe unverständlich wäre und ohne Spasmus der Gefässmuskeln eine so plötzliche Verringerung der Blutzufuhr aus haemodynamischen Gründen nicht ableitbar ist. Im Gegentheil wird die Spannung der Blutsäule bestrebt sein, die einmal vorhandenen Bahnen in der Erschlaffung der Gebärmutter wieder, wie früher, zu füllen.

Was die Drüsen angeht, so sind wir bei diesen Organen gänzlich ohne Kenntniss über etwaige gestaltende Wirkung ihres functionellen Reizes. Dies fällt mir um so schwerer zu bekennen, als die Frage nach der Ursache der inneren Gestaltung eines dieser Organe, der Leber, die Veranlassung derjenigen Untersuchungen gewesen ist, deren Resultate ich in dieser Schrift dem Leser vorgelegt habe. Es war die Frage nach der Ursache des eigenthümlichen Verhaltens, dass der Schlauchtypus in der Anordnung der Leberzellen, welcher bei allen anderen Wirbelthierklassen vorhanden ist, bei den Säugethieren zu dem von Hering[1]) und Kölliker[2]) beschriebenen Fachwerktypus in der Anordnung der Zellen umgebildet ist. Ich glaube aber, dass trotz unseres gegenwärtigen Unvermögens die von mir aufgestellten Principien dereinst zu einer Erklärung dieses schwierigen morphologischen Problemes werden führen können, wenn erst der ontogenetische und der phylogenetische Entstehungsmodus genauer erforscht sein wird, obgleich schon ein wesentlicher Anhaltepunkt durch die ausgezeichnete Arbeit von Toldt und Zuckerkandl[3]) dazu gegeben worden ist. Vielleicht ist es mir verstattet, an dieser Stelle die Bitte um eventuelle Zusendung von Stücken frisch in absoluten Alkohol oder in Müller'sche Lösung eingelegter Lebern niederster Säugethierformen aussprechen zu dürfen und die geehrten Geber im Voraus meines Dankes und meiner Bereitwilligkeit zu jedem möglichen Gegendienste zu versichern.

Endlich ist bei der Schilderung der gestaltenden Wirkungen der functionellen Reize noch darauf hin zu weisen, dass auch die von uns sogenannte dimensionale Hypertrophie, die ausschliessliche Vergrösserung der die Stärke der Function be-

1) Wiener Sitzungsber. Bd. 54. 1866.

2) A. Kölliker, Gewebelehre des Menschen. 1867. p. 425 ff.

3) Wiener Sitzungsber. 1875.

stimmenden Dimensionen der Organe bei der Activitätshypertrophie, jedenfalls hierher zu zählen ist.

Die Zeiträume, innerhalb welcher die Selbstgestaltung der geschilderten Verhältnisse unter der Einwirkung der functionellen Reize stattgefunden hat, vermögen wir gegenwärtig grösstentheils nicht zu beurtheilen und es ist möglich, dass zu manchen Bildungen Hunderte oder Tausende von Generationen beigetragen haben. Nur für das Knochengewebe sahen wir, dass sie schon innerhalb des individuellen Lebens in erkennbarer Weise sich ausbilden können. Die nöthigen Zeiträume sind für die verschiedenen Gewebe jedenfalls sehr verschieden; so wird es vielleicht unvergleichlich längere Zeit gedauert haben, bis die dynamische Anordnung der glatten Muskelfasern sich ausgebildet hat, als die geschilderte Structur der Sehnenhäute.

Man könnte nach dem Vorstehenden vielleicht vermuthen, ich sei der Meinung, dass im Grunde alle Bildungen durch Selbstgestaltung unter Einwirkung des functionellen Reizes entstanden seien und durch letzteren am Leben erhalten werden müssten, und es bliebe nun zu erklären, woher die gestalteten und somit gestaltenden Reize kommen sollten, wenn alle Gestaltung erst durch den Reiz entstünde. Es ist aber bereits oben bei der Betrachtung der qualitativen Reizwirkung hervorgehoben worden, dass die Theile unter die Herrschaft des Reizes erst nachträglich durch die dauernde oder wiederholte Einwirkung der Reize gekommen sein können und vielleicht auch in der Ontogenese gegenwärtig noch kommen, infolge dessen Theilen, welche derartigen Reizen nicht oder blos sehr selten unterliegen, überhaupt keine Abhängigkeit von Reizen zugeschrieben werden kann. Die Erfahrung lehrt, dass die Anpassungsfähigkeit des Menschen, seine Fähigkeit zu lernen und sich an Einwirkungen zu gewöhnen, in der Jugend

am grössten ist und mit zunehmendem Alter qualitativ und quantitativ abnimmt. Zugleich wird auch die sogenannte Regenerationsfähigkeit desselben, freilich erst im höheren Alter successive schwächer. Diese Erscheinungen finden bei unserer Auffassung des Lebens der Theile ihre vollkommene Erklärung. Indem nämlich unter der Einwirkung der Reize eine Züchtung entsprechender Reizsubstanzen und Reizformen stattfindet, geht die embryonale Indifferenz und selbständige Erhaltungsfähigkeit der Theile mehr und mehr verloren. Der Organismus wird durch längere Zeit hindurch fortdauernde Einwirkung bestimmter Reize immer vollkommener an dieselben angepasst, also differenter und damit stabiler, sodass nachträglicher Umbildung zu neuen Eigenschaften und Formen ein immer grösseres Hinderniss entgegen steht: denn das Indifferente wird natürlich leichter zu einer einseitigen Beschaffenheit sich unter Verlust seiner Vielseitigkeit ausbilden, als ein entschieden Differentes, einseitig Beschaffenes zu einem anders Beschaffenen sich umbilden kann. Da ferner die Ausbildung des Reizlebens mit dem Verlust der embryonalen selbständigen Vermehrungsfähigkeit verbunden ist, so wird damit auch die sog. Regenerationsfähigkeit successive verringert, worüber ich in einer experimentellen Arbeit Genaueres festzustellen beabsichtige.

Es ist oben dargelegt worden, dass diejenigen Gewebsdifferenzirungen, welche ursprünglich die Vorfahren durch bestimmte Reize erfahren haben, im Embryo ohne Reizeinwirkung entstehen können und wahrscheinlich grösstentheils entstehen. Dasselbe, wie für die Gewebsdifferenzirungen, musste auch für die formale Differenzirung gelten. Ursprünglich durch functionelle Anpassung Erwachsener erworbene formale Eigenschaften können im Embryo ohne diesen functionellen Reiz ausgebildet werden, und sich in der Jugendperiode ohne solche Thätigkeit, oder bei einem Minimum derselben, infolge der vererbten Eigen-

schaften mehr oder minder vollkommen weiter ausbilden und sich eine Zeit lang erhalten. Aber allmählich werden sie beim Ausbleiben der Functionirung atrophiren und im Laufe von Generationen mehr und mehr individuell und auch in der Vererbung schwächer werden und schliesslich schwinden.

Daraus ergiebt sich, dass auch überschüssig gebildete embryonale Substanzen, wie sie Cohnheim l. c. für die Geschwulstkeime annimmt, ihre embryonale Eigenschaft selbständigen Wachsthums behalten können, da sie entweder zufolge ihrer falschen Lage vor der Einwirkung der functionellen Reize geschützt sein können, oder, wenn dies nicht der Fall, infolge ihres Zurückgebliebenseins auf die später einwirkenden functionellen Reize nicht genügend reactionsfähig sind, um durch dieselben in absolute Abhängigkeit von ihnen gebracht zu werden.

So können vielleicht überschüssig gebildete, oder durch sonst einen Zufall von der Oberfläche abgeschnürte embryonale Epithelzellen durch ihr Entferntsein von der Oberfläche und von der Einwirkung des Oberflächenreizes ihre embryonalen Eigenschaften bewahren. Und es ist denkbar, dass auch nicht überschüssig gebildete Substanzen, wenn sie durch eine falsche Bildung in der Nachbarschaft vor dem functionellen Reize bewahrt bleiben, infolge des verfehlten Anschlusses an die Function ihre embryonalen Eigenschaften behalten; so etwa embryonale Knorpel- oder Knochentheile, welche durch eine falsche Bildung in der Nachbarschaft entspannt oder entlastet worden sind.

Es muss noch ein Unterschied hervorgehoben werden, welcher in der Entstehung von Aenderungen durch embryonale Variation und durch functionelle Anpassung nothwendig vorhanden sein muss. Die formalen Umbildungen, welche auf dem Wege der Aenderung des Gebrauchs entstehen, sind von dem Ausgangspunkt der Veränderung nur nach und nach und immer nur nach gewissen Richtungen hin

möglich. So konnten z. B. die inneren Gelenkbänder, die Ligg. cruciata des Kniegelenks und das Lig. teres des Hüftgelenkes, wenn sie, wie es für letzteres nach den Untersuchungen von Welcker[1] wahrscheinlich ist, durch functionelle Anpassung erworben worden sind, nur durch allmähliche Ausbildung der Gelenkkapsel nach innen bei ganz bestimmter, dies gestattender Anordnung der das Gelenk bewegenden Muskeln entstehen: ihre gegenwärtige vollkommene Selbständigkeit wäre demnach erst eine secundäre, durch weitere Veränderungen der äusseren Verhältnisse des Muskelapparates erworbene.

Die Aenderungen durch embryonale Variation dagegen, welche nicht durch den functionellen Reiz, sondern durch minimale Aenderungen chemischer Qualitäten oder auf sonstige uns unbekannte Momente hin entstehen, können eigentlich, so viel wir es zur Zeit zu beurtheilen vermögen, nach jeder Richtung hin erfolgen und von jedem Standpunkt aus beliebige neue Formen hervorbringen. So könnte sie z. B. auf einmal ein mitten im Gelenk gelegenes, vollkommen von der Wandung freies Lig. teres hervorgehen lassen, ebenso wie sie auf einmal einen ganz neuen Muskel, etwa einen Abductor dig. V longus am Vorderarm hervorbringt. Sind nun aber solche embryonale Variationen entstanden, so werden sie, wenn die Zeit des Gebrauches der Theile kommt, die Function derselben alteriren, und es wird durch die so erzwungene Aendernug der Function eine entsprechende Umgestaltung der Theile auf die vorstehend beschriebene Weise eintreten müssen. Wenn z. B. durch embryonale Variation ein Gelenkkopf verändert worden ist, werden die Muskeln anders gebraucht werden müssen, manche Gruppen sich stärker ausbilden, andere der Inactivitätsatrophie mehr oder weniger verfallen. Das Gleiche kann durch em-

[1]) Welcker, Zeitschr. für Anatomie von His u. Braune, Bd. I u. II.

bryonale Veränderung der Bänder entstehen. Oder umgekehrt können durch embryonale Aenderungen der Muskeln, wie oben schon erwähnt, die passiven Theile, die Knochen und Bänder, umgestaltet werden. Welches von beiden das häufigere Vorkommen ist, können wir zur Zeit nicht sicher beurtheilen. Ich bin aber geneigt, im Allgemeinen den activen Theilen in dieser Beziehung ein Uebergewicht über die passiven zuzuschreiben. Immer wird ein durch embryonale Variation veränderter Theil mit den Aenderungen seiner Function auch die Function anderer Theile alteriren und damit ihre entsprechende Umgestaltung veranlassen.

So wird durch das Princip der trophischen Reizwirkung auch beim Auftreten neuer Variationen die nöthige Harmonie im Baue und in der Function der verschiedenen Theile des Organismus von selber sich ausbilden. Wie rasch dieses geschicht und wie viel davon eventuell schon im Embryo stattfindet, kann nur durch besondere Einzelbeobachtungen festgestellt werden. Von denjenigen Gebilden, welche schon im Embryo fungiren, also den Blutgefässen, nach Preyer, wie erwähnt, auch vielen quergestreiften Muskeln und damit auch den Ganglienzellen und den Stützsubstanzen, muss die Möglichkeit der Ausbildung der Harmonie beim Auftreten neuer Charaktere während des Embryonallebens entschieden angenommen werden.

Es giebt nun aber auch Theile am Körper, welche gar keine active oder passive Function haben, sondern blos durch ihre Anwesenheit, durch ihr Sichtbarsein nach aussen hin nützen und aus diesem Grunde erhalten worden sind, wie z. B. viele Charaktere der geschlechtlichen Zuchtwahl. Der gewaltige Rückenkamm, welcher dem männlichen Triton zur Zeit der Brunst wächst, um nach derselben wieder rückgebildet zu werden, der Hahnenkamm oder die Kehlkopflappen des

Truthahns haben keine active Function, und ihre Gestalt ist somit durch embryonale Variation entstanden, ebenso wie nicht selten die Farbe und wohl immer die Zeichnung der Thiere. Wenn aber auch das ganze Organ keine Function hat, so haben doch die Theile eine Function im Ganzen, nämlich die, das Ganze darzustellen und zu erhalten. Indem hierbei die einen Theile mehr zu halten haben als die anderen, wird sich innerhalb des Ganzen eine ungleiche Function der Theile und damit eine entsprechende innere Structur des Ganzen ausbilden, in den vorliegenden Beispielen also eine statische Structur.

Das Gleiche gilt von den durch ihre äussere Form wirkenden Begattungsorganen. Hier ist die Gestalt sicher blos durch embryonale Variation entstanden. Aber die innere Einrichtung lässt erkennen, dass die einzelnen Bestandtheile sich nach dem Maasse ausgebildet haben, als sie zur Herstellung dieser Form beitragen. Ebenso ist es mit den anderen Theilen der Geschlechtsorgane. Die ganze Umbildung, durch welche z. B. die Eileiter von den Harnleitern abgetrennt worden sind, kann blos auf embryonale Variation und summirende Auslese nach Darwin, nicht auf directe functionelle Anpassung zurückgeführt werden, während die Structur ihrer Wandung aus Längs- und Ringmuskeln, wie oben dargelegt, nur eine Folge der functionellen Anpassung sein kann.

Ebenso gehören wohl die Hilfsapparate der Sinnesorgane hierher: denn blos die specifischen Theile können durch den Reiz selber beeinflusst werden, während die Hilfsapparate alle durch embryonale Variation geformt und blos in ihrer Structur durch functionelle Selbstgestaltung bestimmt werden.

Die embryonale Variation hat somit die Freiheit der äusseren Gestaltung der Theile in jeder beliebigen Weise; aber die innere Structur derselben, die Anordnung der Theile, welche diese Gestalt hervorbringen müssen, ist dann nicht mehr frei, sondern

wird durch functionelle Selbstgestaltung eventuell mit Hilfe des Kampfes der Theile auf das Zweckmässigste eingerichtet.

Wenn dagegen die äussere Gestalt selber bestimmten Einwirkungen ausgesetzt ist, wie die Gestalt der Knochen und Bänder der Einwirkung der Muskeln, so ist auch sie nicht mehr frei, sofern der bestimmende Charakter des anderen Organes, hier der Muskeln, einmal gegeben ist.

Da im Embryo das Geschehen zunächst ein rein chemisches, Gestaltung aus chemischen Processen ist, so ergiebt sich von selber, dass gerade chemische Alterationen im Stande sein werden, die Gestaltung ganzer Organsysteme auf einmal zu beeinflussen, zu ändern, und es überbrücken sich so, wie schon A. Graf Kayserling[1] hervorgehoben hat, leichter grössere Kluften im Thierreich, wie die zwischen Reptilien und Vögeln und zwischen Amphibien und Säugern. Eine chemische Alteration kann eine so grosse formale Umänderung in einem Organsystem oder in allen Theilen des Organismus auf einmal hervorbringen, wie sie durch functionelle Anpassung allein vielleicht nicht in Tausenden von Generationen entstanden sein würde. Ein eclatantes Beispiel dieser Art beschreibt von einer Pflanze W. Knop[2]. Er sah bei Maispflanzen nach Vertauschung der schwefelsauren Magnesia der Nahrung mit unterschwefelsaurer Magnesia eine Umwandlung des ganzen Blüthenstandes mit Umänderung der Blüthen selber entstehen, sodass an den meisten Pflanzen gar nicht mehr die Form eines Maiskolbens entstand. Nur an den niedrigsten Pflanzen traten später aus einer der unteren Blattscheiden die Spitzen der Hülle eines Maiskolbens hervor. Kölliker erwähnt[3] gleichfalls ein sehr interessantes

[1] Bulletin de la Société géol. de France. 2. sér. T. 10. p. 355. Cit. nach G. Seydlitz, Die Darwin'scheTheorie. 1875. p. 50.

[2] Berichte der Kgl. Sächs. Acad. d. Wiss. Bd. 30. p. 39.

[3] Kölliker, Entwickelungsgesch. des Menschen etc. 1879. p. 177.

Beispiel, indem er sagt, dass bei mangelnder oder ungenügender Luftzufuhr zum bebrüteten Ei im Gefässhof des Hühnerembryo sich die von E. Klein beschriebenen Endothelblasen mit vielen Kernen und endogener Knospung ausbilden und zur Bildung von Blutgefässen in einer vom normalen Vorgange durchaus abweichenden Weise führen.

Da ferner, wie wir sahen, sehr Vieles in den Gestaltungen theils schon im Embryo und noch mehr im Erwachsenen von der Wirkung von Reizen abhängt, und da uns zugleich die Pathologie lehrt, dass die Gewebe ausser auf die functionellen Reize auch noch auf andere fremde Reize plastisch reagiren, so ergiebt sich von selber, dass die Bildungen verändert werden, von der normalen Gestaltung abweichen müssen, wenn die Gewebe der Einwirkung fremder Reize unterworfen werden.

Eines der einfachsten Beispiele ist die Ausbildung des angeborenen Plattfusses, welcher nach Martin, Volkmann, Lücke, O. Küstner[1] u. A. bei absolutem oder relativem Mangel an Fruchtwasser und daraus folgendem directen Druck der Gebärmutter auf die Kindestheile entsteht. Wenn nun aber, wie thatsächlich der Fall, die Entwickelung zumeist in normaler Weise abläuft, so beweist dies einen sehr vollkommenen Schutz des Organismus gegen andere, als die functionellen Reize. Es beweist, dass die formbildenden Reize normal sich selber im Embryo produciren, ohne äussere Einwirkungen. Wenn im jugendlichen Individuum künstliche Hyperaemie eines Theiles hervorgerufen, ihm also mehr Blut zugeführt wird, als er selber zufolge der ihm vererbten Eigenschaften auf dem Wege der oben erwähnten Selbstregulation sich zu verschaffen vermag, so entsteht abnorm starkes Wachsthum, also abnorme Bildung, da die Theile in diesem Stadium noch ohne Function wachsen

[1]) Langenbeck's Archiv. Bd. XXV. Heft 2.

können. Selbst im erwachsenen Individuum musste noch einigen Geweben, den Deckepithelien und den Stützgeweben, die Möglichkeit zuerkannt werden, blos infolge künstlich vermehrter Nahrungszufuhr stärker zu wachsen. Jeder Arzt kennt die oft sehr beträchtlichen Knochenverdickungen des Schienbeins nach heftigen mechanischen Insulten (wobei nebenher aber auch die Osteoblasten selber gereizt werden) und die Vermehrung des Bindegewebes bei chronischen Entzündungen. Diese Bildungen sind aber nicht dauerfähig, sondern sie schwinden allmählich wieder nach dem Maasse und nach der Geschwindigkeit des Stoffwechsels, welchem das betreffende Gewebe unterworfen ist. Eine Restitution des Geschwundenen nach dem Aufhören der Entstehungsursache kann nicht stattfinden, ausser wenn die Bildung durch vieljährige Dauer der Ursache zu einer stabilen, aus sich selbst erhaltungsfähigen geworden ist. Uebrigens muss auch hier wieder, wie schon oben, daran erinnert werden, dass wir zumeist nicht wissen, ob selbst bei diesen Geweben die durch den Reiz hervorgebrachte Hyperaemie die alleinige Ursache der Gewebsvermehrung gewesen ist.

Da also die functionellen Reize so viel Zweckmässiges hervorbringen, so ist noch ein Wort über die Reizcentralisation des ganzen Individuums zu sagen, indem von ihr die für das Ganze zweckmässige Ausbildung der Theile abhängt. Die vom Gehirn ausgehenden Willensimpulse gehen durch die Ganglienzellenlager und die Nerven zu den Muskeln und beeinflussen damit, neben der Ausbildung dieser Theile, zugleich auch die ihrer Stützorgane, der Neuroglia (des Nervenkitts), der Sehnen, Knochen, Knorpel, Bänder und Fascien in quantitativer Weise. Indem von diesem Willenscentrum vermittelst der Bewegungsorgane auch die Zufuhr von Substanzen in den Körper stattfindet, unterliegen auch die Reize, welche von der inneren Oberfläche aus auf den Körper, auf die Verdauungs-

organe reizend wirken, der Selbstregulation des Ganzen, und das Gleiche gilt, aber nur in unvollkommenerer Weise für die die äussere Oberfläche und die Sinnesorgane treffenden Reize, an welche sich der Organismus im Uebrigen zwangsweise anpassen muss.

So entsteht denn durch den Kampf der Theile und das in demselben zum Siege gelangte Reizleben auf dem nächsten Wege eine Vollkommenheit der Organisation, welche man bis vor wenigen Jahren kaum geahnt hat, und die wir im Einzelnen auch jetzt noch nicht im vollen Maasse kennen. Das Organ wird ausgebildet bis zur abstractesten Definition seiner Function, in einer Weise, wie wir sie bei unseren eigenen Werken blos theoretisch construiren, aber nicht practisch darstellen können. Es entsteht eine Zweckmässigkeit der Einrichtungen, wie sie das summirende und steigernde Princip Darwin's und Wallace', der Kampf um's Dasein unter den Individuen, für sich allein nie hätte hervorbringen können, wie sie blos durch das fortwährende Zusammenwirken des Kampfes der Individuen mit dem Kampfe der Theile möglich geworden ist.

Diese Vollendung der Theile bis zur materiellen Definition ihrer Function für das ganze Individuum mehr und mehr an den Organen und Geweben im Einzelnen nachzuweisen, wird zu den nächsten Aufgaben der Forschung gehören; insbesondere aber ist dies nöthig für die bisher fast ganz unbeachtet gebliebenen Functionen der verschiedenen Bindesubstanzen.

---

# V.

## Ueber das Wesen des Organischen.

In der unendlichen Mannigfaltigkeit des Naturgeschehens erkennen wir Eine Art von Processen, welche sich durch eine Summe von Eigenschaften so augenfällig von allem anderen Geschehen unterscheiden, dass sie schon in früher Zeit zur Eintheilung alles Seins und Geschehens in organisches und anorganisches geführt haben.

Trotzdem aber gelang es nicht, das eigentliche Wesen dieser Processe klar zu erfassen und zu definiren, wenn sich auch jedes Zeitalter daran versucht hat.

Je nach dem Standpunkt, auf welchem man stand, je nach den naturwissenschaftlichen Kenntnissen, welche man besass, musste das Urtheil verschieden ausfallen und der Wahrheit mehr oder weniger nahe kommen. So ist es erklärlich, dass der grösste Naturforscher des Alterthums, A r i s t o t e l e s, eine der besten, bis in die neuere Zeit gültigen Definitionen gegeben hat. Er erkannte, dass in den organischen Wesen jeder Theil bestimmte Verrichtungen habe, dass er ein Werkzeug, ὄργανον, für das Ganze sei, und nannte daher das Ganze »Organismus«, Complex von Werkzeugen. Seitdem man indessen lebende Wesen ohne Organe hatte kennen lernen, Wesen, welche blos ein Continuum von gleichartiger Substanz darstellen, ersah man, dass diese Definition doch nicht das Wesen,

sondern blos eine hervorragende Eigenschaft der höheren Organismen bezeichnete; und die Philosophen hatten ihr schon vordem ihren Beifall entzogen, weil ihnen die Innerlichkeit, die zusammenfassende Seele dabei zu fehlen schien.

Wir wollen versuchen, ob wir vom Standpunkte der Gegenwart die Frage ein wenig weiter zu fördern, uns dem Wesen des Organischen ein wenig mehr zu nähern vermögen.

Die einheitliche Verbindung verschiedener Theile zum Ganzen kann also nicht das Wesen sein, da es lebende Wesen ohne solche Theile giebt.

Ebenso wenig können die psychischen Functionen der Organismen das Wesentliche bilden, denn wir haben keine irgend gegründete Veranlassung, sie auch den niedersten thierischen Organismen und den Pflanzen zuzuerkennen. Soweit wir sie kennen, können sie alle an ihnen beobachteten Functionen ohne Bewusstsein verrichten.

Ebenso wenig kann das mechanische Gedächtniss, das Ueberdauern der Wirkung über die Ursache als Characteristicum dienen, denn es ist nach dem Gesetze der Trägheit eine allgemeine Function der Materie oder richtiger eine Eigenschaft alles Geschehens.

Auch nicht das Für-Sich-Sein ist hier anzuführen, denn dieses kommt jedem durch seine Consistenz oder sonstige besondere Qualitäten von der Umgebung gesonderten Processe ebenso viel oder richtiger ebenso wenig zu; denn streng genommen besteht es nirgends, sondern ist blos ein festeres unter sich Verbundensein und in Wechselwirkung stehen als mit der Umgebung. und der Grad desselben ergiebt sich aus der Art der Unterscheidung von der Umgebung und der Art der Verknüpfung unter sich ganz von selbst.

Es ist ferner weder die Aufnahme und der Verbrauch von lebendiger Kraft, noch die Umsetzung von Spannkraft, denn

beide Arten des Kraftwechsels kommen im anorganischen Geschehen fortwährend vor. Und ebenso wenig ist es der Stoffwechsel in Verbindung mit dem Kraftwechsel; denn die Verbindung beider zeigt uns täglich die Verdampfung an der Oberfläche des Wassers, die Verwitterung der Felsen etc.

Auch nicht eine bestimmte Consistenz der organischen Stoffe bildet das Wesen, wenn gleich schon für die thätigen Theile Schwankungen derselben blos innerhalb gewisser enger Grenzen vorkommen; aber es giebt anorganische Stoffe von derselben Beschaffenheit. Eine bestimmte Consistenz kann demnach blos als eine günstige, vielleicht nothwendige Vorbedingung angesehen werden. Das Gleiche gilt von der Concentration, welche von den 12 Procent Wasser der Hülsenfrüchte bis zu den 99 Procent Wasser, welche in den Quallen von dem Einen Procent fester Theile zu organischer Masse verbunden werden, schwankt.

Vielleicht ist eine gewisse gemeinsame chemische Zusammensetzung etwas Wesentliches, denn die Schwankungen in dieser Beziehung sind nicht sehr grosse, aber wohl nicht das Wesen selber: da die chemische Constitution des pflanzlichen Protoplasmas von dem thierischen bei seiner fast entgegengesetzten Wirkungsweise jedenfalls sehr verschieden ist.

Nach Ausschluss dieser Eigenschaften bleiben blos noch wenige, welche in den engeren Kreis der Betrachtung gezogen werden müssen.

Zunächst gilt als wesentliches Characteristicum die Sensibilität, weil sie allen lebenden Wesen, wenn auch nicht allen Theilen derselben, eigen ist. Es ist die Fähigkeit organischer Gebilde, auf Einwirkung lebendiger Kräfte ihre Gestalt in einer Weise zu ändern, welche nicht als einfach passive Umgestaltung durch die äussere Einwirkung angesehen werden kann, sondern nur durch Erregung eines bestimmten Zustandes

in der Materie möglich ist, welcher in Erhöhung der Cohäsion oder in dem Wegfalle innerer Widerstände gegen letztere besteht.

Diese Reaction in der Form der Reflexbewegung ist nur ein Specialfall der allgemeinen Reactionsfähigkeit aller Stoffe: aber obgleich es anorganische Stoffe giebt, wie z. B. ein Gemenge von Chlorgas und Wasserstoff, welche durch Zufuhr lebendiger Kräfte auch unter chemischer Umsetzung in ihrer Cohäsion verstärkt werden, indem sie sich zu Körpern von geringerem Raume verdichten, so ist doch die Reflexbewegung in so hohem Maasse von allen anorganischen Reactionen verschieden, dass sie als ein charakteristisches Merkmal angenommen werden kann.

Indessen für sich allein genügt sie nicht zur Charakterisirung. Niemand wird, die anderen Eigenschaften weg gedacht, ein Gebilde mit dieser Eigenschaft als organisches bezeichnen, und wir können uns auch organische Processe mit Stoffwechsel, Wachsthum, bestimmter Gestaltung vorstellen ohne diese Eigenschaft; nichts beweist uns, dass diese Eigenschaft dazu unerlässlich wäre. Doch wir greifen damit schon dem Folgenden vor. Die Sensibilität kann daher gleichfalls nur als eine eigenthümliche und sehr nützliche Nebeneigenschaft bezeichnet werden.

Gehen wir nun zur Prüfung des Verhaltens der organischen Processe in den aprioristischen Eigenschaften alles Geschehens, zu dem räumlichen und zeitlichen Verhalten über, so sei zunächst das räumliche Verhalten, das der Ausbreitung des Organischen besprochen. Hier treffen wir auf wichtige Eigenschaften, auf das Wachsthum und die Fortpflanzung.

Das Wachsthum ist indess keine selbständige Eigenschaft, sondern es bezeichnet blos das quantitative Verhalten einer anderen Eigenschaft, der Assimilation, und wird daher

als in Abhängigkeit von dieser betrachtet werden müssen. Als einfaches Grösserwerden kommt Wachsthum bekanntlich auch bei den Anorganen vor, so bei den Krystallen, und ebenso auch als Ausbreitung eines im Anfang auf ein kleineres Gebiet beschränkten Processes auf grössere Dimensionen, wie bei der Luftbewegung durch Insolation oder bei der Verdampfung oder der Nebelbildung etc.

Aehnliches gilt von der Fortpflanzung, von dem sogenannten Wachsthum über das individuelle Maass hinaus. Sie ist gleichfalls abhängig von der Eigenschaft der Assimilation. —

Aber das zeitliche Verhalten der organischen Processe ist von grosser Bedeutung.

Die organischen Processe sind, soweit wir gegenwärtig urtheilen können, seit ihrer ersten Entstehung von ununterbrochener Dauer gewesen. Wir sind gezwungen eine fortlaufende Continuität derselben vom Beginne an anzunehmen. Indessen es giebt auch anorganische Processe, welche seit ihrer Entstehung ewig continuirlich sind, wie das Organische, und nur in Intensität und Ausbreitung wechseln. Ewig ununterbrochen ist die Verwitterung an den Felsen, ewig ist der Wellenschlag des Meeres, ewig verdampft das Wasser, ewig scheint die Sonne seit ihrer Entstehung.

Dies beweist, dass die ewige Dauer, die Continuirlichkeit des Geschehens, an sich nicht das Wesen des Organischen trifft; und doch ist diese Dauer absolut nöthig. Denn wir wissen, dass, wenn einmal die Continuität des Lebens wirklich unterbrochen ist, sie durch nichts wieder hergestellt werden kann, dass der Faden dauernd zu Ende ist. Niemand stellt heut zu Tage in Abrede, dass die höheren Organismen continuirlich sich von niederen, einfacheren und einfachsten abgeleitet haben. Also müssen die organischen Processe dauerfähig gewesen sein. Die ununterbrochene Dauerfähigkeit ist die erste Vorbedingung

des Organischen, obgleich sie keinen Unterschied von den anorganischen Processen einschliesst.

Wir werden zu untersuchen haben, durch welche Eigenschaft die Dauerfähigkeit bei beiden garantirt wird.

Die organischen Processe sind chemische Processe. Das ist nichts Charakteristisches. Aber als solche sind sie mit Stoff- und Kraftwechsel, mit Verbrauch verbunden, und laufen bald ab, wenn nicht noch Bedingungen für die Dauer erfüllt sind.

Die anorganischen Processe mit Stoff- und Kraftwechsel dauern blos, weil und so lange die äusseren, sie fort und fort erzeugenden Bedingungen fortdauern; sobald sie nicht mehr von den äusseren Bedingungen erzeugt werden, geht auch der Process zu Ende. So läuft die Verwitterung fort, so lange die Atmosphärilien: Luft, Kohlensäure, Wasser die Gesteine berühren, und mit dem Aufhören dieses Zusammenkommens hört auch der Process auf, und wenn sie wieder zusammenkommen, beginnt der Process sofort wieder, weil er blos durch diese äusseren Momente bedingt ist. Der Process ist hier gar nichts für sich, sondern blos die Folge dieses Zusammenwirkens. Er wird daher gewöhnlich auch gar nicht für sich betrachtet, und es wird schon Ungeübten schwer fallen, solchen Process, welcher in einer Schicht an der Oberfläche der Gesteine abläuft, wirklich mit organischen Processen, welche in discreten Wesen sich vollziehen, in der Vorstellung vergleichbar neben einander hinzustellen.

Anders ist der organische Process: Seine Bedingungen sind nicht blos äussere, im Gegentheil, er ist etwas für sich und nicht blos von den äusseren Bedingungen abhängig. Wenn wir die äusseren Vorbedingungen der Organismen, z. B. die Nahrungsmittel der Pflanzen und Sonnenlicht vereinen, oder wenn wir dasselbe mit den Nahrungsmitteln der Thiere thun, es entstehen keine organischen Processe daraus. Nur wenn diese

Vorbedingungen in den organischen Process selber eingeführt werden, wird der Lebensprocess daraus vermehrt. Der Lebensprocess trägt also die Ursache seiner Erhaltung in sich selber, und die Nahrung ist blos die Vorbedingung, während die anorganischen Processe blos diese äusseren Vorbedingungen brauchen, um sofort zu entstehen.

Somit haben die organischen Processe eine Bedingung mehr zu erfüllen, und es könnte scheinen, dass sie damit um so schwerer dauerfähig sein werden, als die anorganischen. Trotzdem ist das Resultat gerade das umgekehrte. Wir sehen den Lebensprocess dauerfähiger, wir sehen ihn in ewiger Continuität, trotz des Wechsels der Bedingungen.

Dazu muss er noch besondere Eigenschaften haben, welche ihm diese Dauer ermöglichen, und wenn wir diese aufsuchen, müssen wir an die wesentlichen Eigenschaften des organischen Geschehens, an die unterscheidenden Merkmale vom Anorganischen herankommen.

Die erste Eigenschaft, welche ihn unter diesen ungünstigen Umständen in der Dauer begünstigt, ist die Assimilationsfähigkeit. Sie besteht darin, dass der organische Process das Vermögen hat, fremd beschaffene Theile in ihm gleiche umzuwandeln, differente Atomgruppirungen in ihm gleiche umzugruppiren, also Fremdes qualitativ sich anzueignen und so das Nöthige sich selber zu produciren, wenn nur die Rohmaterialien dazu vorhanden sind. Das Wesen dieser Fähigkeit ist eine Art Selbstproduction, »Selbstgestaltung des Nöthigen«. Und diese ist schon ein wesentlicher Vorzug vor den anorganischen Processen.

Aber von den letzteren hat auch einer diese Eigenschaft, und ist doch nicht fähig, sich dauernd zu erhalten: »die Flamme«.

Auch sie hat die Fähigkeit. immer fremdes Material zu assimiliren.

In dem Grade der Assimilationsfähigkeit können verschiedene Möglichkeiten vorkommen. deren Dauerfähigkeit eine verschiedene und daher für unsere Untersuchung wichtige ist. Entweder assimilirt der Process weniger, als er verbrauchte. so musste er von selber bald aufhören. Diese Qualität schliesst also die Dauerfähigkeit principiell aus. Oder der Process assimilirt eben so viel. als er verbrauchte. dann wird er nie über den Umfang, in welchem er entstanden ist, hinauskommen und wenn sich an seinem jeweiligen Aufenthaltsort die Bedingungen ändern, die Nahrung fehlt oder äussere störende Momente entstehen, so wird er zu Grunde gehen. Dass dies der Fall ist, ist bei dem fortwährenden Wechsel im Naturgeschehen sicher anzunehmen. Dauerfähig können daher allein nur solche Assimilationsprocesse sein, welche mehr assimiliren, als sie verbrauchen. Wenn dies in genügendem Maasse stattfindet, dass sie sich über grössere Räume mehr und mehr verbreiten können, so steigt dementsprechend auch die Wahrscheinlichkeit der Erhaltung im Wechsel der äusseren Bedingungen. Denn wenn auch der grösste Theil dabei zerstört wird, an irgend einer Stelle wird ein Theil erhalten bleiben.

Also neben der Assimilation ist das nächste allgemeine Erforderniss der organischen Wesen die Uebercompensation des Verbrauches.

Diese Fähigkeit haben bekanntlich alle Organismen: wenn wir auch nicht wissen, wie sie im einzelnen zu Stande kommt. Aber sie lässt sich dynamisch definiren. Die Uebercompensation besteht darin, dass beim Ablauf des organischen Processes mehr Assimilationskräfte frei werden, als zum blossen Ersatze des Verbrauchten nöthig sind, oder umgekehrt, dass bei Ueberführung fremden Materials in dem Organismus Gleiches

weniger Kräfte erfordert, als das assimilirte Material bei seiner Umsetzung bis zu den Endstadien des Processes zu liefern vermag, und dass diese gelieferten Kräfte Assimilationsfähigkeit haben. Das einfachste und daher verständlichste Beispiel bietet wiederum die Flamme. Sie zeigt uns oft durch Umsichgreifen in furchtbarer Weise ihre Eigenschaft, mehr zu assimiliren, als sie verzehrt. Trotzdem hat sie keine ewige Dauerfähigkeit auf der Erde. Dies liegt aber nicht an ihr, ihre Dauerfähigkeit ist im Gegentheil sehr gross und widersteht bekanntlich oft der Einwirkung der besten Dampffeuerspritze. Die Ursache ihres Zugrundegehens ist zumeist die Aufzehrung ihres Materials, und der Process würde in der Natur wol ebenso wie das Organische ewige Dauer haben, wenn er nicht rascher verliefe, als die anderen Naturprocesse wieder Material zu schaffen vermögen. Im Organischen dagegen bestehen zwei Arten von entgegengesetzten Processen, welche durch Selbstelimination des Ungeeigneten sich in ein ewige Dauer verbürgendes Gleichgewicht gesetzt haben.

Es kann fernerhin vorkommen, dass Processe auftreten, welche zwar mehr assimiliren, als sie verbrauchen, aber trotzdem nicht alles, was sie verbrauchen, zur Assimilation verwenden, sondern wo Kraft noch übrig bleibt, wo der Process noch etwas l e i s t e t, wie wir uns auszudrücken gewohnt sind, indem wir die Assimilation blos als Vorbedingung des letzteren Geschehens, der L e i s t u n g, würdigen. So leistet die Flamme ausser der Uebercompensation in der Assimilation noch die Bildung von Wärme, welche nicht zur Assimilation verwendet, sondern an die Umgebung abgegeben wird, und ausserdem producirt sie noch das Licht. Diese Leistungen nützen ihr nichts, sondern sind vielmehr für die Assimilation und die Dauerfähigkeit ein Verlust, eine unnöthige Ausgabe. Solche Processe müssen daher ceteris paribus jenen nachstehen, welche

alle Kräfte zur Vergrösserung der Dauerfähigkeit verwenden. Dies Letztere braucht nun aber nicht blos in der Weise zu geschehen, dass alles direct auf Assimilation verwendet wird, sondern auch auf dem Wege der Leistungen, wenn dieselben indirect der Dauerfähigkeit zu Gute kommen. Wenn sie z. B. wie die Beweglichkeit der Monere die Nahrungserwerbsfähigkeit vergrössert. Durch Ausstrecken von Theilen des Körpers vergrössert sie ihren Ernährungsbezirk, und indem sie sich sofort zusammenzieht, wenn etwas an einen Fortsatz gekommen ist, nimmt sie mehr Nahrung auf, als wenn sie blos als Kugel daläge. Auch wird durch die Contractilität die Verdauung beschleunigt, indem bessere Vermischung der Theile im Inneren eintritt und die Entstehung der Gleichmässigkeit daher nicht blos auf die langsame Wirkung der Diffusion angewiesen ist, ganz abgesehen von dem Vortheil, welchen die freie Locomotion durch das Verlassen eines erschöpften Nahrungsbezirkes gewährt.

Eine derartige Leistung, welche dem Ganzen nützt, welche also zu dessen Dauerfähigkeit beiträgt und aus diesem Grunde sich erhalten hat, heisst Function, Verrichtung für das Ganze. Die Lichtbildung ist also blos eine Leistung der Flamme oder richtiger der Verbrennung, keine Function derselben; denn sie nützt derselben nichts, sie ist blos eine unnütze Ausgabe in gleichem, wie die zu starke Wärmebildung. Am besten wäre es ihr, sie bildete nicht mehr, als sie zur Assimilation verwendet, sie wäre ein reiner Assimilationsprocess. So aber verzehrt sie nutzloser Weise rasend schnell ihr Nahrungsmaterial und bleibt hierin schon hinter den organischen Processen zurück.

Es besteht von früher her noch bei Vielen die Neigung, jeden solchen Process, der in einem Theile abläuft, aber zum Nutzen des mehr oder weniger complicirten Ganzen ist, als etwas Wunderbares anzusehen. Indessen dieser Nutzen für

das Ganze liegt durchaus nicht in der Absicht der Theile. Die Theile leben blos für die eigene Erhaltung, und dass dabei etwas für das Ganze Nützliche geschieht, ist blos dadurch bedingt, dass eben blos solche Eigenschaften übrig bleiben konnten und allein übrig geblieben sind, während die millionenmal mehr anderen, welche aufgetreten waren, ohne dem Ganzen zu nützen, das Ganze ruiniren und damit das Ganze und sich selber von der Dauer ausschliessen mussten. Aber es ist wohl unnöthig, die Wirksamkeit der Darwin'schen Principien hier weiter zu erläutern. Wenn man sich nur immer erinnern will, dass alles, was wir jetzt sehen, die Restbestandtheile sind des ganzen irdischen Geschehens vor unserer Zeit. Alle Processe, welche nicht dauerfähig in sich selbst waren, oder trotz dieser inneren Fähigkeit nicht zugleich dauerfähig in den äusseren Verhältnissen, hörten eben auf und wir finden von ihnen blos noch Spuren oder auch diese nicht: während alles, was im Lauf der Millionen Jahre und im ewigen Wechsel des Geschehens Dauerfähiges entstanden ist, sich aufgespeichert hat. Genau so, wie sich bei uns die Culturerrungenschaften aus der Unsumme vergänglicher, ephemerer Leistungen aufhäufen.

Läuft der obige Leistungsprocess der Monere, die Bewegung, continuirlich oder rhythmisch von selber ab, ohne besondere äussere Ursache, so heisst er automatisch, findet er blos auf eine äussere Einwirkung statt, so heisst er reflectorisch, und letztere Art hat von vorn herein vor der ersteren den Vorzug grösserer Dauerhaftigkeit. Denn es sind in der Umgebung nie die gleichen Umstände constant. Die gleichmässig fortgehende Leistung kann daher nicht immer den gleichen Nutzen haben: sie wird daher oft nutzlos sein, oft dagegen zu gering, wenn die äusseren Umstände günstiger sind, aber die Leistung nicht zu beeinflussen vermögen.

Dagegen stellen die reflectorischen Leistungen eine Wechsel-

wirkung mit den äusseren Umständen, welche sie ausnützen sollen, her, die im höchsten Maasse günstig ist. Denn wenn die Umstände fehlen, wird auch die Leistung fehlen, wenn sie vorhanden sind, wird die Leistung entstehen und je nach der Intensität der äusseren Umstände wird sich von selber auch die Intensität der Leistung herstellen. Die Reflexthätigkeit ist somit ein höchst zweckmässiger Mechanismus der Selbstregulation, während die Automatie eine im Allgemeinen unzweckmässige Einrichtung mit Materialverschwendung und mit Insufficienz bei stärkeren Anforderungen darstellt. Automatie wird daher blos bei constanten Verhältnissen, constanten Umständen und Bedürfnissen, also sehr selten von Nutzen sein, wie sie denn auch thatsächlich nur selten und nie vollkommen rein, z. B. bei den Wimperthieren oder bei den Herzganglien vorkommt. Denn sie wird auch da immer noch durch äussere Umstände regulirt.

Mit der Leistung tritt nun ein neuer Factor in dem Stoffwechsel auf, der Verbrauch. So lange der Process blos Assimilationsprocess war und alles, was aus dem Material producirt wurde, in der Assimilation zur Uebercompensation verwendet wurde, war der Verbrauch eigentlich blos eine günstige Vorbedingung der Vergrösserung, des Wachsthums des Individuums. Mit der Leistung aber traten Ausgaben ein, welche an sich die Assimilation nicht vergrössern, obgleich sie doch Material verzehren. Es werden in diesem Falle Processe nicht dauern können, in denen die Functionen mehr verzehren, als ersetzt werden kann. Dauerfähig werden blos diejenigen sein, wo ein ökonomisches Gleichgewicht zwischen dem Materialverbrauch bei den Functionen und der Grösse des indirecten Nutzens für die Nahrungsbeschaffung und die Assimilationsgeschwindigkeit besteht. Alle anderen Processe müssen zu Grunde gehen und sich somit aus der Reihe des Lebenden ausschalten.

Mit der Leistung und dem Verbrauch tritt ein neues Erforderniss ein, welches von der grössten Bedeutung ist und das ganze organische Geschehen beherrscht. Da die reflectorischen Leistungen die herrschenden sein müssen, diese aber ungleichmässig stattfinden, so muss auch der Verbrauch gleichmässig bald erhöht bald vermindert sein, und es ist nun die Frage, wie sich dazu die Assimilation stellt. Geht sie gleichmässig fort, so wird bald Ueberschuss bald Gleichgewicht, bald bei starker anhaltender Function Tod, Selbstelimination eintreten. Um letzteres zu vermeiden, muss nothwendig die Assimilation in Abhängigkeit sein von dem Verbrauche oder von dem Reiz, welcher den Verbrauch hervorruft. Es muss also bei stärkerem Verbrauch das Bestreben, Nahrung aufzunehmen, und die Fähigkeit, sie zu assimiliren, gesteigert sein, statt durch die Verminderung des Stoffes geschwächt zu werden. Die Dauerprocesse müssen Hunger haben. Dieses Wort ist hier natürlich nicht als eine bewusste Empfindung, sondern in der Bedeutung einer stärkeren chemischen Affinität zur Nahrung bei stärkerem Nahrungsbedürfniss aufzufassen. Also auch die Nahrungsaufnahme und die Assimilation müssen der Selbstregulation unterliegen, wie wir das auch noch in der einfachsten Weise bei der Flamme verwirklicht sehen. Das Gleiche muss von der Ausscheidung des Verbrauchten gelten. Findet diese Ausscheidung unabänderlich gleichmässig statt, so würde bei stärkerem Verbrauch Anhäufung desselben eintreten, da die Ausscheidungsprodukte stets Differentes von dem Organismus, im günstigsten Falle einfach Unbrauchbares darstellen und mindestens durch ihre Anwesenheit hemmen oder, da sie chemisch nicht indifferent sind, die Lebensprocesse direct chemisch stören. Also auch die Ausscheidung muss der Selbstregulation durch das Bedürfniss unterworfen sein, wofür wir wiederum das einfachste Bei-

spiel in der Flamme haben. Je rascher sich die Flamme verzehrt, um so mehr bildet sie Hitze, um so mehr assimilirt sie, um so rascher findet aber auch durch die Verminderung des specifischen Gewichts die Abfuhr der Endproducte des Stoffwechsels statt.

Selbstverständlich können ebenso wie von den reinen Assimilationsprocessen auch von den mit Leistung verbundenen Processen blos diejenigen sich erhalten, welche mit Uebercompensation einhergehen, aus denselben dort angeführten Gründen.

Die Abhängigkeit der Assimilation von dem Umsatz kann eine doppelte sein: entweder ist sie direct abhängig von dem Reize, indem dieser zugleich auch auf die Assimilation erregend, steigernd wirkt, oder indirect, indem die Producte des durch den Reiz beschleunigten Stoffwechsels in irgend einer Weise die Assimilation anregen.

Mag nun die Abhängigkeit der Assimilation von dem Reize eine directe oder indirecte sein, so ist für uns wichtig der Grad dieser Abhängigkeit.

Einmal kann *während der Unthätigkeit die Assimilation ruhig weiter laufen, während der Thätigkeit aber und nach derselben noch eine Zeit lang erhöht sein.* Diese Art Processe wird sehr erhaltungsfähig sein und ich glaube, dass sie sehr verbreitet ist, dass sie vielleicht bei den niederen Thierstufen die allgemeine, die herrschende ist. Diese Processe sind daran kenntlich, dass sie zwar stärkere Leistungen auszuhalten vermögen, aber bei längerer Ruhe nicht der Inactivitätsatrophie unterliegen, da sie auch während derselben assimiliren. Beseitigung für das Ganze überflüssig gewordener Theile kann also hier blos auf die langsame Weise der Auslese aus beliebigen Variationen nach *Darwin* stattfinden.

Ist dagegen der Process derartig, dass für ihn der Reiz unentbehrlicher Lebensreiz geworden ist, ohne dessen Einwirkung nicht nur nicht die Leistung, sondern auch nicht die Assimilation gehörig vor sich geht, so wird dieser Process blos dann Chancen der Erhaltung haben, wenn dieser Reiz sehr oft einwirkt, wenn die Kräftigung fort und fort erfolgt und die Uebercompensation nach der Thätigkeit gross genug ist, um auch während der Ruhe längere Zeit auszuhalten. Es wird auch nöthig sein, dass schon die häufiger vorkommenden schwächeren Reize die Assimilation zu erregen im Stande sind. Bei dauerndem Fehlen des Reizes wird in Folge der mangelnden Erregung der Assimilation Inactivitätsatrophie eintreten, bestehend in ungenügendem Wiederersatz des ohne Function allmählich selber verzehrten.

Diese Art Process ist somit an bestimmtere Existenzbedingungen gebunden, als die vorige, und wird daher von beschränkterem Vorkommen in der ganzen Thierreihe und eventuell auch im einzelnen Organismus sein.

Aber sie hat Eigenschaften, welche ihr im Kampf um's Dasein einen grossen Vorzug geben. Sie stellt innerhalb der vollkommensten Selbstregulation der Leistungsfähigkeit zugleich die grösste Sparsamkeit mit dem Material dar, indem diejenigen Theile, welche gebraucht werden, immer nach dem Maasse ihres Gebrauches gestärkt und vergrössert werden, während die nicht mehr gebrauchten der Rückbildung verfallen und das Material für ihre Erhaltung erspart wird. Diese Art der Processe stellt somit die höchste Oeconomie dar bei der höchsten Leistungsfähigkeit des Ganzen, aber auf Kosten der Selbständigkeit der Theile, die hier vollkommen aufgehört hat. Die Theile leben hier blos von der Function, welche sie dem Ganzen leisten, sie sind wie Staatsdiener, welche allmählich vollkommen blos Beamte geworden sind, gar keine Interessen mehr für sich

haben, sondern vollkommen in dem Dienste aufgehen und ohne denselben nicht mehr leben können, nach der Pensionirung sofort atrophiren, wie es bei alten Beamten so häufig der Fall ist. Und man braucht sich nicht zu begnügen zu sagen: sie sind »wie solche Beamte«, sondern umgekehrt, derartige Beamte sind solche an Eine Verrichtung vollkommen angepasste Processe, wie denn der Mensch im Allgemeinen fast in allen seinen Theilen nach den Darlegungen der vorliegenden Schrift zu diesen Processen gehört.

Solche Verhältnisse finden sich wohl blos bei den höheren Organismen und bilden das charakteristische Merkmal derselben gegen die niederen, in denen die Theile auch noch für sich, ohne functionellen Reiz leben können und leben.

Zugleich sind, wie erwähnt, die Verhältnisse, unter denen sich diese Qualitäten ausbilden, derart, dass sie blos da durch den Sieg, durch Selbstzüchtung im Kampf der Theile entstehen können, wo der Reiz oft genug einwirkt, während sie an den Stellen, wo der Reiz selten wirkt, im Kampf der Theile unterliegen müssen, selbst wenn geeignete Variationen hin und wieder aufträten. Der Kampf der Individuen aber wird sie infolge ihrer höchsten Leistungsfähigkeit für das Ganze bei einem Minimum von Materialverbrauch auf das Kräftigste zu erhalten streben.

Ich habe in dem Capitel von der Reizwirkung gezeigt, dass Veranlassung ist, eine derartige directe Abhängigkeit der gesammten Lebensprocesse der Zellen von dem functionellen Reize anzunehmen für Muskeln, Drüsen und wohl auch für die Sinnesorgane, in beschränkterem Maasse für die Nerven und Ganglienzellen; und der Umstand, dass bei vollkommener Reizentziehung nicht langsame Atrophie durch mangelnden Wiederersatz, sondern directe rasche Entartung des Vorhandenen entsteht, spricht für die directe Leben erhaltende Wirkung des

functionellen Reizes. Ferner sahen wir, dass bei den Stützgeweben, dem Binde- und Knochengewebe, das Verhältniss, wenn auch nicht derartig, dass directe Inactivitäts-Atrophie durch Degeneration bei Inactivität einträte, was bei der abgeschiedenen Intercellularsubstanz auch weniger möglich erscheint, so doch so ist, dass der Reiz die Zellen in ihrer Assimilation und in ihrer Abscheidung von Stützsubstanz kräftigt; denn nur so liess sich die Entstehung der der Reizform entsprechenden Structur dieser Theile erklären.

Alle die im Vorstehenden als allein dauerfähig nachgewiesenen Qualitäten sind zugleich auch diejenigen, welche, einmal in Spuren aufgetreten, in dem betreffenden Gewebe im Kampf der Theile siegen und so zur Alleinherrschaft gelangen müssen, wie im Kapitel vom Kampf der Theile nachgewiesen worden ist, sodass also die Verbreitung dieser nützlichsten Eigenschaften, sobald sie einmal in Spuren aufgetreten waren, durch ihren doppelten Sieg in beiden Kämpfen eine rasche sein musste.

Wenn wir auf den Gesammtcharakter aller dieser lebenswichtigsten Eigenschaften zurückblicken, so ist es der der Selbstgestaltung des zur Erhaltung Nöthigen, respective der Selbstregulation, und zugleich der Uebercompensation.

S e l b s t r e g u l a t i o n  u n d  U e b e r c o m p e n s a t i o n  s i n d  a l s o  d i e  G r u n d e i g e n s c h a f t e n  u n d  d i e  n ö t h i g e n  V o r b e d i n g u n g e n  d e s  L e b e n s. Mögen die Processe im Laufe der weiteren Differenzirung noch so complicirt geworden sein, diese Charaktere müssen erhalten sein und müssen bei allen neuen Bildungen überall wieder vorkommen, denn sie allein sind die Bürgen der Dauerfähigkeit im Wechsel der Verhältnisse.

Die Selbstregulationsfähigkeit kann eine mehr oder minder grosse sein, je nach der Constanz oder Variabilität der Ver-

hältnisse, und die Uebercompensation kann sich auf eine bestimmte Lebensperiode beschränken und danach aufhören sowohl für die einzelnen Gewebe, als in der Bildung von Geschlechtsproducten. Immerhin bleiben sie die nöthigsten und charakteristischsten Eigenschaften alles Organischen, die wesentlichen Vorbedingungen des Organischen. Die Häufung dieser Eigenschaften aber nach mehrfachen Beziehungen hin und ihre Ausbildung bis zur grössten Oekonomie bilden die erste wesentliche Eigenschaft des Organischen. Erst als Zweites konnte dazu kommen die Fähigkeit der Contractilität, als Drittes die der Gestaltung aus chemischen Processen.

Was im Gegensatze zu dem Anorganischen, welches nur durch die äusseren Bedingungen erhalten wird und mit dem Wechsel derselben sofort in seiner bisherigen Natur aufhört, was entgegen diesem sich selber erhalten soll, wie das Organische es muss, weil seine sonstigen eben erwähnten Eigenschaften zu complicirte sind, um einmal abgebrochen in Kürze wieder von Neuem durch Zufälligkeit angelegt und dann zu höheren Graden gezüchtet werden zu können, das muss sich selbst zu reguliren vermögen. Wenn es im Wechsel der Verhältnisse gleichmässig fortgehen will, geht es einfach zu Grunde. Das ist nichts Neues, im Gegentheil eine nur zu bekannte, zu oft erfahrene Thatsache, und es gilt ebenso für die Theile wie für das Ganze, wie alle Grundbedingungen und Grundeigenschaften in gleicher Weise für die Theile wie für die Ganzen zutreffen, denn das Ganze besteht blos aus den Theilen. Jedes muss sich an die Verhältnisse anpassen können, und das ist blos möglich durch die Selbstregulation, indem die geänderten Verhältnisse andere, dem Ganzen nützliche Functionen auslösen.

Die Selbstregulation ist die Vorbedingung, ist das Wesen

der Selbsterhaltung. Mit den Grenzen der Selbstregulation hat auch die Selbsterhaltung ihre Grenzen.

Es liegt ausserhalb des Rahmens unserer Arbeit, alle Selbstregulationen, welche im Laufe der späteren höheren Differenzirung des Thierreiches aufgetreten sind, hier aufzuzählen. Pflüger hat eine Reihe derselben vor einigen Jahren zusammengestellt und auf die Thatsache ihres allgemeinen Vorkommens hingewiesen, ohne indessen ihre Bedeutung für die Entstehung und Charakterisirung des Organischen erkannt oder ausgesprochen zu haben.

Er stellte folgendes allgemeine Gesetz auf[1]):

»Die Ursache jedes Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses«, und fügt für das specielle Verhalten noch die beiden Gesetze hinzu: »Wenn das Bedürfniss nur einem bestimmten Organe zukommt, dann veranlasst dieses Organ allein die Befriedigung.«

»Wenn dasselbe Bedürfniss vielen Organen gleichzeitig zukommt, dann veranlasst sehr häufig nur ein Organ die Befriedigung aller.«

Danach war er gewiss nahe daran, die Selbstregulation als erste wesentliche Eigenschaft des Organischen, weil allein die Dauer verbürgend, zu erkennen; aber statt dieses auszusprechen, schliesst er mit der Resignation[2]): »Wie diese teleologische Mechanik entstanden, bleibt eines der höchsten und dunkelsten Probleme.« Ich hoffe indessen, dass durch den Nachweis derjenigen Eigenschaften, welche allein in dem Doppelkampfe Sieg und damit Dauer gewinnen können, dieses Dunkel wenigstens in Bezug auf das Principielle der Entstehung etwas gelichtet worden ist.

Es war ihm hinderlich, dass er die Selbstregulationen für

[1]) Pflüger's Archiv für Physiologie Bd. 15. 1875. p. 76.
[2]) l. c. p. 102.

fertige, angeborene Mechanismen hielt, obgleich er in einem Hinweis auf das Verhalten in pathologischen Fällen schon den richtigen Weg betreten hatte. Wir sind aber keine »Spieldosen mit Tausend oder Millionen Liedern, welche auf Millionen möglicher Weise im Laufe des Lebens eintretender Bedürfnisse berechnet und eingestellt sind«, mit denen er uns vergleicht, sondern wir sind Einrichtungen, welche jeden Tag neue Lieder lernen können. Wie sich ein witziger Kopf, welcher in jeder Situation sofort das Wesentliche erfasst und geistreich pointirt zum Ausdrucke bringt, unterscheidet von einem blossen Colporteur von Witzen, der aus seinem angesammelten Vorrath den für die Situation passendsten aussucht, oder wie sich der richtige Arzt, welcher für jeden Krankheitsfall nach den individuellen Umständen desselben seine Ordination einrichtet, unterscheidet von dem blossen Routinier, der jeden Tag seine auswendig gelernten 50 Recepte immer von neuem an das kranke Publikum verkauft, ebenso unterscheidet sich der thierische Organismus von einem fertigen Mechanismus, selbst von einem solchen mit Selbststeuerung.

Dieser letztere Ausdruck ist eigentlich die richtige Bezeichnung für die Auffassung, welche Pflüger's Arbeit zu Grunde liegt, nicht aber Selbstregulation. Die Selbststeuerung ist eine Selbstregulation, welche für eine bestimmte Variationsbreite nach beiden Seiten von einem bestimmten Mittelpunkte hin eingerichtet ist; der Organismus aber hat Selbstregulationen allgemeinsten Charakters, bei denen nach einiger Zeit des Verharrens in einer abweichenden Lage diese letztere zum Mittelpunkt der neuen Variationsbreite wird; und wenn die Abweichung immer nach Einer Seite hin weiter fortgeht, so kann der neue Mittelpunkt viel seitwärts abliegen von dem Maximum der ursprünglichen Variationsbreite. Diese Distinction ist nicht so spitzfindig und überflüssig, wie sie vielleicht scheint; sie

muss sogar entschieden betont werden, da die letztere Eigenschaft die Grundlage der den Organismen innewohnenden graduell unbegrenzten Vervollkommnungsfähigkeit ist, während die erstere blos eine für sehr viele Fälle eingerichtete Stabilität darstellt.

Wenn ich mich nun noch mit einem Worte über das viel discutirte Problem der Entstehung des Lebens ergehe, so komme ich in Gefahr, damit gegen meine eigene Ueberzeugung zu handeln.

Denn ich bin der Meinung, dass wir mit unseren heutigen Kenntnissen des Organischen nicht annähernd im Stande sind, auch nur für irgend eine Möglichkeit eine grössere Wahrscheinlichkeit herzuleiten, als für die andere. Ich beabsichtige daher auch blos, meine ablehnende Auffassung zu begründen.

Wenn es verdienstlich von Tyndall, Preyer[1] und Pflüger[2] gewesen ist, auf die Aehnlichkeit des Verbrennungsprocesses, des Feuers, dieses ältesten und meist gebrauchten Gleichnisses des Lebens, mit dem Lebensprocesse selber hinzuweisen, so vermögen wir doch nicht die geringste auf thatsächliche Beobachtungen sich stützende Vermuthung auszusprechen, dass der Lebensprocess sich aus dem Feuer hergeleitet habe. Wir kennen die Leistungen der Atome für sich und der organischen Gebilde viel zu wenig, um beurtheilen zu können, ob ein directer Uebergang vom Feuer zum Leben möglich gewesen ist. Ebenso erscheint es mir überflüssig, das ganze Weltall nach dem möglichen Ort der Entstehung theoretisirend abzusuchen, da uns jegliche Vorstellungen über die nothwendigen Qualitäten dieses Ortes fehlen. Wir können uns, meine ich, bis auf Weiteres ebenso gut mit der Annahme zufrieden geben, dass der Lebensprocess in irgend einem Stadium

[1] Preyer, Deutsche Rundschau 1875, und Kosmos, Zeitschr. Bd. I.
[2] Pflüger's Archiv. 1875.

der Erdgeschichte seinen Anfang genommen habe; nur muss man nicht, wie immer geschieht, ihn gleich durchaus fertig mit geordneter Contractilität und dem Verbrauche entsprechender Assimilationsregulation verlangen.

Man muss vielmehr das Leben zunächst einfach als blossen Assimilationsprocess wie das Feuer begonnen zu haben denken. Allmählich bildeten sich dann unter dem Auftreten und Verschwinden zahlloser Varietäten, unter fortwährender Steigerung der dauerfähigen Eigenschaften, quantitative und qualitative Selbstregulationen in der Assimilation und im Verbrauch aus. Dem folgte die Entstehung von Reactionsqualitäten, als deren schon ausserordentlich hohe Stufe nach Einer Richtung hin, in vielleicht Millionen Jahre umfassenden Zeiträumen, nach und nach die Reflexbewegung gezüchtet wurde in der niederen Form, wie sie uns die Monere zeigt. Die weitere Ausbildung von Reactionen, wie fest geordnete Bewegung, specifische Sinnesempfindung, folgte gewiss viel später und sie liegen unserer Vorstellung schon so viel höher, dass Niemand sie von der niedersten Stufe des Lebens verlangt. Aber die viel schwerere Erwerbung der ihnen zu Grunde liegenden Eigenschaften soll durchaus auf einmal als Spiel eines Zufalls erfolgt sein.

Was dazu gehört, ein Scheinfüsschen (Pseudopodium) zu bilden und zu bewegen, wie viel Millionen Molekel beim Ausstrecken in Ringform sich ordnen und sich einander nähern müssen, um nachher dasselbe beim Wiedereinziehen des Füsschens in Längsrichtung zu thun, und was dazu gehört, diese Fähigkeiten zu erwerben, pflegt man nicht zu erwägen.

Auf die Reflexbewegung folgte wohl die Ausbildung fester, vererbbarer Richtungen, sowohl in Bewegungen als in Gestaltungen, und damit das grosse Princip der Gestaltungen aus chemischen, dem Stoffwechsel unterliegenden Processen, das Grundprincip der Morphologie. Dieses erscheint mir um nichts

leichter verständlich, als die Sensibilität, eher schwerer, trotz der häufig angeführten Analogie der Krystallbildung; denn letztere findet eben nicht aus Processen mit Stoffwechsel statt.

Wie man früher den Homunculus fix und fertig aus der Retorte hervorgehen lassen wollte, so verlangt man es heut zu Tage von der Monere. Das erscheint mir nicht unähnlich, als wenn man erwartete, dass zufällig einmal der Sturmwind ein in sich geordnetes Kunstwerk, etwa wie eine Beethoven'sche Symphonie bliese, oder dass er beim Zusammenbrechen alter Felsen aus den Trümmern einen stylgemässen dorischen Tempel aufbaute, oder dass ein Papua zufällig einmal die Integralrechnung entdeckte. Wenn einmal das, zu dessen Entstehung Jahrtausende lange Auslese immer des Besten nöthig gewesen ist, plötzlich auf einmal ebenso vollkommen aus der Hand des Zufalls hervorgehen kann, warum sollte es in diesen Fällen nicht auch stattfinden können? Sind sie doch eher vielleicht noch einfacher, als die Zusammenordnungen der Theilchen bei der Bewegung der Monere, welche nicht einmal feste, sondern fortwährend wechselnde sind.

Die Entwickelungsstufen von dem einfachen Assimilationsprocess bis zu dem mit Sensibilität und von diesem Letzteren bis zur Entstehung bestimmter, durch Vererbung übertragbarer Richtungen und von diesem bis zum Menschen, erscheinen mir nicht so ungleich. Das principiell Geleistete derselben ist nach unserem heutigen, allerdings gänzlich unzureichenden Verständniss ziemlich gleichwerthig; höchstens wird noch eine vierte Stufe, die ihren Anfang mit der Entstehung des Bewusstseins, mit der Zusammenfassung der Einzelerlebnisse zu einer Gesammtwirkung einzuschieben sein. Aber wenn das Wesen des Bewusstseins schon besser analytisch untersucht wäre, würde uns dasselbe vielleicht gar nicht so wesentlich erscheinen, um eine besondere Stufe für diese Art der Abstraction, aus welcher

sich vielleicht das ganze übrige Seelentableau ableitet, darzustellen. Jedenfalls aber erscheint es willkürlich, anzunehmen, dass das Bewusstsein eine allgemeine Eigenschaft der Materie sei, blos damit wir sie nur nicht als für das Organische neu entstanden einführen müssen. Es sind unendlich viele ganz neue Qualitäten im Laufe der Entwickelung der Organismen aufgetreten und den ursprünglichen wenigen hinzugefügt worden, welche wir ebenso wenig in ihrer specifischen Qualität aus den Eigenschaften der Atome, des materiellen Substrates, an welches sie gebunden sind, und als dessen Functionen wir sie mit Recht betrachten, abzuleiten vermögen, als das Bewusstsein aus den Ganglienzellen der Grosshirnrinde.

Es ist aber eine aus dem Streben nach Zurückführung des Mannigfachen auf das Einfache hervorgegangene Richtung unserer Zeit, die Qualitäten zu leugnen und zu sagen, weil die Monere dieselben Hauptfunctionen: Ernährung, Fortpflanzung und Reflexbewegung hat, als die höheren Organismen, seien keine neuen Qualitäten aufgetreten. Denn die neuen seien blos Abkömmlinge, allmähliche Differenzirungen des Einfacheren. Aber ist ihr Differentes darum wirklich weniger neu? Jede chemische Veränderung der Organismen ist eine neue Qualität, und wenn sie noch so allmählich aus einer anderen hervorgegangen ist. Sogar jede Uebergangsstufe ist schon eine neue Qualität. Vor der Hand sind uns die chemischen Qualitäten Qualitäten im vollen Sinne des Wortes, solange als unsere Elemente noch nicht auf ein einziges zurückgeführt sind. Aber auch selbst dann noch, wenn alle Verschiedenheit nach Demokrit blos auf quantitative Unterschiede, auf ungleiche Gruppirung der Molekel Einer Grundsubstanz zurückgeführt sein würde: denn die verschiedenen chemischen Verbindungen, die verschiedenen Gruppirungen derselben Elemente haben thatsächlich verschiedene Eigenschaften, sie verhalten sich verschieden, und es be-

steht daher kein principieller Grund, die Annahme zu verweigern, dass, wie manche chemische Verbindungen Licht oder Elektricität produciren, nicht auch bestimmte chemische Processe die Fähigkeit haben sollen, die physikalisch-chemischen Erlebnisse des Individuums im Gehirn zu fixiren und sie durch Reizeinwirkung wieder in grösserer oder geringerer Ausdehnung erregen und zu einem Gesammteindrucke sich vereinigen zu lassen. Ob dieses Selbstbewusstsein die erste Abstraction war, oder ob diese zuerst durch andere öfter vorkommende, einander ähnliche Eindrücke, als die natürliche stärkere Erregung des Gemeinsamen derselben entstanden ist, können wir als Nichtfachmann nicht erörtern. Es liegt uns blos daran, darauf hinzuweisen, dass vielleicht die psychischen Functionen gar nicht so etwas absolut von allem anderen Geschehen Differentes sind, als dass sie nicht ebenso wie dieses aus einer der vielen verschiedenen Qualitäten, welche in den Organismen vorhanden sind und nicht aufhören zu wirken, wenn sie auch einmal einige Decennien hindurch geleugnet werden, ableitbar wären. Auch hier wird die Entstehung eine sehr allmähliche gewesen sein. Es kann Jahrmillionen gedauert haben, ehe die erste Abstraction aus den alltäglichsten und genügend variirenden Dingen als eine noch unbewusste Auffassung des Gemeinsamen derselben gebildet worden ist, und dieselbe Zeit kann darüber hingegangen sein, ehe die regelmässige Wiederkehr des Schmerzes nach einem Schlage als nicht blosses regelmässiges Nacheinander, sondern wohl enger mit einander Verbundenes aufgefasst worden ist, obgleich mir besonders die Erfassung des Causalverhältnisses eine verhältnissmässig leichte Erwerbung zu sein scheint. Beisst doch jeder ältere Hund nicht mehr in den Stock, mit welchem man ihn schlägt, sondern in die Beine des Schlagenden.

Dass man aber jede Eigenschaft, welche sich allmählich

entwickelt hat und von welcher man daher nicht mit Bestimmtheit den ersten Anfang, das erste Auftreten anzugeben vermag, auch den niedersten Organismen oder gar den anorganischen Processen zuschreibt, ist eine reine Willkürlichkeit und es ist, wie mir scheint, das ungelöste Problem des Kahlkopfes, welches hierbei noch die Sinne verwirrt. Ebenso gut wie man der Monere Bewusstsein zuschreibt, kann man von dem Träger eines prächtigen Haarschopfes sagen, er habe einen Kahlkopf, denn auch bei Entstehung dieses kann man bekanntermassen den Anfang nicht bezeichnen, sofern die Haare einzeln ausgezogen werden.

Oder ebenso gut könnte man von einer Schachtel voll Zinnober sagen, sie enthalte ausser der rothen auch zugleich noch blaue Farbe; denn wenn, mit einem unterhalb der Grenze der Wahrnehmbarkeit liegenden Minimum anfangend, allmählich mehr und mehr eines zweiten Farbstoffes hinzugefügt wird, kann kein Untersucher den Anfang des Zusatzes genau angeben.

Es scheint mir danach überflüssig, noch Weiteres über unsere gegenwärtige Unfähigkeit zur Beurtheilung der Zeit und des Ortes der vormaligen Entstehung des Lebens und des successiven Auftretens seiner wichtigsten Eigenschaften zu sagen, und ich begnüge mich damit, für die Anerkennung der Uebercompensation und der Selbstregulation als erste wesentliche Eigenschaften des Organischen meine Stimme erhoben zu haben.

# VI.

## Résumé.

Wir sahen im ersten Kapitel, dass die functionelle Anpassung, welcher die Fähigkeit der directen Selbstgestaltung des Zweckmässigen auch unter ganz neuen Verhältnissen zukommt, von **Darwin** und **Wallace** keine Erklärung erfahren hat: dass sie einer solchen aber in hohem Maasse bedarf, weil sie dem Hauptprincipe dieser Autoren, der Entstehung des Zweckmässigen durch Auslese aus freien Variationen, die gefährlichste Concurrenz macht und durch die directe Gestaltung des Zweckmässigen den Schein eines metaphysischen Principes gewinnt.

Die derartige Wirkung der functionellen Anpassung bekundet sich in der directen zweckmässigen Umgestaltung der Organe, wenn sie durch eine neu aufgetretene embryonale oder erworbene pathologische Variation eines Theiles in der Art und Grösse ihres Gebrauches dauernd verändert werden, oder wenn diese Aenderung durch eine Alteration der äusseren Lebensbedingungen oder beim Menschen durch den freien Willen erzwungen wird. Dieser längst bekannten Wirkungsweise wurde eine neue Gruppe von Wirkungen hinzugefügt, bestehend einmal in der Ausbildung der statischen Structur der Knochen und der bindegewebigen Organe, sowie in der entsprechenden dynamischen Structur der aus glatten Muskelfasern gebildeten Organe,

und zweitens in der vollkommenen Anpassung der Blutgefässwandungen an die eigene Gestalt des Blutstromes.

Im zweiten Kapitel wurde gezeigt, dass in dem Organismus nicht alles Geschehen bis ins Einzelnste hinein, Molekel für Molekel, fest bestimmt ist, wie dies in Folge des Stoffwechsels und des Wechsels der äusseren Bedingungen auch gar nicht möglich ist, sondern dass bei dem fortwährenden Vorkommen von kleinen Variationen in den Qualitäten der Theile ein Kampf der neuen Qualitäten mit den alten um Nahrung und Raum stattfinden und von jeher in den Organismen stattgefunden haben muss.

In diesem Kampf der Theile mussten, wie wir sahen, immer blos die in den vorhandenen Verhältnissen lebenskräftigsten Qualitäten siegen und schliesslich allein übrig bleiben.

In denjenigen Organen, auf welche oft Reize, z. B. die Function auslösende Reize, einwirken, sind die siegreichen Eigenschaften diejenigen, welche durch den einwirkenden Reiz zugleich am meisten in ihrer Assimilationsfähigkeit gekräftigt werden.

Es werden so durch den Kampf der Theile Processeigenschaften gezüchtet, welche im Stande sind, die Erscheinungen der functionellen Anpassung hervorzubringen, und zwar war dies eine Folge des Kampfes blos der Protoplasmatheilchen in den Zellen und des Kampfes der Zellen desselben Gewebes unter einander.

Dagegen führte der Kampf der verschiedenen Gewebe und Organe je unter einander ausser zur möglichsten Ausnutzung des Raumes im Organismus zur inneren Harmonie, zur Ausbildung eines der physiologischen Bedeutung der Theile für das Ganze entsprechenden morphologischen Gleichgewichtes derselben.

Durch diese hervorragenden Leistungen des Kampfes der Theile zeigte sich indessen die Bedeutung des von Darwin

und Wallace aufgestellten Principes des Kampfes der Individuen für die Entstehung der Mannigfaltigkeit und für die Anpassung an die äusseren Bedingungen nicht im geringsten beschränkt. Vielmehr ist das Verhältniss beider Kampfesarten derartig, dass aus den vom Kampf der Theile gezüchteten, im Allgemeinen lebenskräftigsten und am stärksten reagirenden Substanzen oder richtiger Processen der Kampf der Individuen um das Dasein überall diejenigen speciellen ausliest, welche auch in diesem zweiten Kampfe zu bestehen geeignet sind.

Während so der Kampf der Theile die Zweckmässigkeit im Innern der Organismen und die höchste Leistungsfähigkeit derselben im allgemeinen dynamischen Sinne hervorbringt, bewirkt der gleichzeitige Kampf um's Dasein unter den Individuen die Zweckmässigkeit nach aussen, das sich Bewähren in den äusseren Existenzbedingungen.

Für diese Wirkungsfähigkeit des Kampfes der Theile waren aber Eigenschaften als in den Organismen gelegentlich aufgetreten angenommen, und als in diesem Falle Sieg und Ausbreitung bis zur Alleinexistenz gewinnend nachgewiesen worden, deren thatsächliches Vorhandensein erst bewiesen werden musste. In Folge dessen wurde im III. Kapitel dieser Nachweis angetreten und, wie ich glaube, in einer für die erste Fundirung des Ganzen genügenden Weise erbracht.

Es handelte sich um die eventuelle Eigenschaft des Protoplasmas der verschiedenen Gewebe, durch den functionellen Reiz nicht blos zur specifischen Thätigkeit, sondern auch zur Assimilation (zum Ersatz und zur Uebercompensation des Verbrauchten) angeregt zu werden. Dies ist diejenige Qualität, welche das Princip der functionellen Selbstgestaltung des Zweckmässigen einschliesst.

Das Verhalten des Knochengewebes, die statische Structur auch in neuen Verhältnissen diesen angepasst hervorzubringen.

spricht auf das Evidenteste für diese Eigenschaft ihrer Zellen und die rasch ablaufende Entartung der activ fungirenden Theile, der Muskeln, Nerven und Drüsen, bei gänzlicher Fernhaltung des functionellen Reizes scheint das Gleiche auch für diese Organe zu beweisen. Ausserdem zeigten wir, dass die bisherige Begründung der Activitätshypertrophie, sowie der Inactivitätsatrophie auf mit der Function verbundene Alterationen der Blutzufuhr zu den Organen vollkommen unzutreffend ist, indem sie sowohl den allgemeinsten biologischen Erfahrungen widerspricht, als auch specielle Thatsachen direct die Unmöglichkeit derartiger Entstehung beweisen.

Nachdem so die trophische Wirkung des functionellen Reizes, soweit uns möglich, festgestellt war, wurde die specielle morphologische Wirkungsweise dieses Principes noch besonders erörtert und im IV. Kapitel der Nachweis geführt, dass in der That diese Eigenschaft überall quantitativ und formativ das Zweckmässige direct hervorzubringen vermag.

Durch die Fähigkeit des Kampfes der Theile, derartige Qualitäten zu züchten, musste eine viel höhere innere Vollkommenheit, die Zweckmässigkeit der fungirenden Theile bis in's letzte Molekel, hervorgebracht werden und viel rascher sich ausbilden, als wenn sie nach Darwin-Wallace durch Auslese aus formalen Variationen im Kampf um's Dasein unter den Individuen hätte entstehen sollen und können.

Zum Schlusse warfen wir noch einen Blick auf das Organische im allgemeinen und suchten dessen Wesen näher zu treten.

Da wir als die erste nothwendige Eigenschaft des Organischen die Dauerfähigkeit auch unter wechselnden äusseren Bedingungen erkannten, so ergab sich als Grundeigenschaft des Organischen einmal die Fähigkeit der Selbstgestaltung des im Wechsel der Verhältnisse zur Erhaltung Nöthigen, mit der

Assimilation als erster Specialeigenschaft beginnend und durch vielfache Selbstregulationsmechanismen fortgeführt, und als zweite gleichwerthige Eigenschaft die Uebercompensation des Verbrauchten. Selbstregulation und Uebercompensation sind daher die ersten wesentlichen Eigenschaften des organischen Geschehens und erst nach diesen konnte die Erwerbung der einzigen ebenso allgemeinen Eigenschaft, der Sensibilität, der Reflexbewegung, stattfinden.

---

Ist in der vorstehenden Arbeit vielleicht etwas zur Vervollständigung und Abrundung der allgemeinen Entwickelungslehre der Organismen beigetragen worden, indem nachgewiesen wurde, welche allgemeinen Eigenschaften allein in dem Wechsel des Naturgeschehens Dauer gewinnen konnten und von Stufe zu Stufe durch Summation oder richtiger durch sich Ueberbieten von Variationen gesteigert werden mussten, so sind damit selbstverständlich die Probleme des Geschehens an sich, des Molekular-Geschehens, wie es nach den physikalisch-chemischen Gesetzen aus bestimmten Ursachen auf bestimmte Weise sich vollzieht, nicht im geringsten gefördert.

Solches aber überhaupt von blossen Erhaltungs- und Steigerungsprincipien, wie sie die allgemeine Entwickelungslehre bilden, zu verlangen, heisst dasselbe, als etwa den Mathematiker ersuchen, die Geschwindigkeit der Wärmeschwingungen rein theoretisch zu bestimmen, heisst das concrete Geschehen, welches durch Quantitäten bestimmt wird, rein aus den Qualitäten heraus (die wir nebenbei auch nicht kennen) entwickeln wollen. Dieses erscheint allerdings Manchem nicht unmöglich; und mich selbst fragte einst ein Gymnasialprofessor, ein ausgezeichneter Philologe, nachdem ich ihm die Methoden zur Bestimmung der Fluggeschwindigkeit der Kanonenkugeln beschrieben hatte, ver-

wundert, warum es dazu so umständlicher empirischer Methoden bedürfe, das liesse sich doch einfach berechnen. Gleicher Ansicht huldigen implicite die nicht wenigen Naturforscher, welche der Descendenzlehre vorwerfen, dass sie eigentlich keinen einzigen physiologischen Vorgang an sich erklärt habe.

So bleiben denn mit allem Geschehen auch die morphologischen Grundprobleme nach wie vor ohne jede Erklärung: die Ausbildung von Richtungen aus den an sich richtungslosen oder die Gestaltung aus den an sich gestaltlosen chemischen Processen und die embryonale Entwickelung, die Hervorbildung des Complicirten aus dem Einfachen ohne äussere differenzirende Ursache; und wir stehen vor diesen alltäglichen Erscheinungen nach wie vor als vor unfassbaren, unbegreiflichen Wundern.

## Specielles Inhaltsverzeichniss.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# ARCHIV

FÜR

# ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN.

HERAUSGEGEBEN

VON


**WILHELM ROUX,**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN INNSBRUCK.



**ERSTER BAND.**

ERSTES HEFT.

MIT 7 TAFELN UND 6 TEXTFIGUREN.

AUSGEGEBEN AM 16. OKTOBER.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1894.

# Prospekt.

## Das

## Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen

steht offen jeder Art von exakten Forschungen über die **„Ursachen“** der Entstehung, Erhaltung und Rückbildung der organischen Gestaltungen.

Bis auf Weiteres werden auch kritische Referate und zusammenfassende Übersichten über anderen Ortes erschienene Arbeiten gleichen Zieles, sowie Titelübersichten der bezüglichen Litteratur aufgenommen.

Das Archiv erscheint zur Ermöglichung rascher Publikation in zwanglosen Heften sowohl in Bezug auf den Umfang, wie auch auf die Zeit des Erscheinens; mit etwa 40 Druckbogen wird ein Band abgeschlossen.

Die Herren Mitarbeiter erhalten 25 *M* Honorar pro Druckbogen, sowie unentgeltlich 40 Sonderdrucke ihrer Arbeit; eine größere Anzahl Sonderdrucke wird bei Vorausbestellung gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.

Die Bevorzugung von Textfiguren ist, wo angänglich, zu empfehlen; die Zeichnungen derselben sind dann im Interesse der rascheren Herstellung womöglich in der zur Wiedergabe durch Zinkätzung geeigneten Weise auszuführen*), da der Holzschnitt mit erheblicher Verzögerung in der Herstellung verbunden ist. Tafeln sind in der Höhe dem Format des Archivs anzupassen; für jede Tafel ist eine Orientirungsskizze über die Vertheilung der einzelnen Figuren beizufügen. Die Textfiguren sind vom Texte gesondert beizulegen; und an den Einfügungsskizzen sind der Größe entsprechende Raumumrisse anzubringen, welche die Bezeichnung der zugehörigen Figur tragen.

Im Allgemeinen soll für den Preis folgende Berechnung Geltung haben:

**für den Druckbogen 40 Pf., für die Tafel in 8°-Format 60 Pf.**

Bei farbigen Tafeln und für Textabbildungen tritt eine entsprechende Erhöhung des Preises ein.

Die Einsendung von Manuskripten wird an den Herausgeber erbeten.

| Der Herausgeber: | Der Verleger: |
|---|---|
| **Prof. Dr. Wilh. Roux,** | **Wilhelm Engelmann,** |
| Innsbruck (Austria). | Leipzig. |

* Dies geschieht am einfachsten in linearer Zeichnung mit tief schwarzer Tinte oder Tusche, kann aber leicht auch durch nachträgliches Überzeichnen der Bleistiftzeichnung mit der Tuschfeder hergestellt werden. Wer jedoch im Zeichnen mit der Feder nicht geübt ist, kann die einfache Bleistiftzeichnung einsenden, wonach sie von technischer Seite überzeichnet wird. Die Bezeichnungen (Buchstaben oder Ziffern) sind bloß schwach mit Bleistift einzutragen, sofern sie der Autor nicht kalligraphisch herzustellen vermag.

# Einleitung.

## I. Aufgabe der Entwickelungsmechanik.

Die Entwickelungsmechanik oder causale Morphologie der Organismen, welcher dieses Archiv zu dienen bestimmt ist, ist die **»Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen«**, somit die Lehre von den Ursachen der Entstehung, Erhaltung und Rückbildung dieser Gestaltungen.

Die innere und äußere Gestaltung stellt die wesentlichste Eigenschaft des Organismus dar, in so fern durch sie die besonderen Leistungen des Lebens bedingt sind, zu welchen die Hervorbringung dieser Gestaltungen selber gehört.

Die Anwendung des Wortes »Entwickelungsmechanik« zur Bezeichnung der ursächlichen Lehre dieses ganzen Gebietes geschieht nach dem Principe: a potiori fit denominatio, denn die Entwickelung der organischen Gestaltungen umfasst die Hauptvorgänge organischen gestaltenden Geschehens und schließt die Hauptprobleme desselben ein.

Jedes der Causalität unterstehende Geschehen wird seit SPINOZA's und KANT's Definition des Mechanismus als mechanisches Geschehen bezeichnet; daher kann man auch die Lehre von demselben mit dem Worte »Mechanik« benennen. Da nur der Causalität unterstehendes Geschehen erforschbar ist, also allein Gegenstand einer exakten Lehre sein kann; und da die Produktion von Gestaltung das Wesen der Entwickelung ausmacht, so ist es wohl zulässig, die Lehre von den Ursachen der Gestaltungen als Entwickelungsmechanik zu bezeichnen.

Da ferner die Physik und Chemie alles, auch das scheinbar verschiedenartigste, z. B. magnetische, elektrische, optische, chemische Geschehen auf Bewegungen von Theilen zurückführen, resp. zurückzuführen sich bestreben, so hat der frühere engere Begriff

der Mechanik im Sinne des Physikers, als der ursächlichen Lehre von den Massenbewegungen, eine Erweiterung erfahren, welche sich mit dem, alles causal bedingte Geschehen umfassenden, philosophischen Begriffe der Mechanik begegnet, so dass somit das Wort »Entwickelungsmechanik« auch den neueren Begriffen der Physik und Chemie entsprechend die Lehre von den Ursachen alles gestaltenden Geschehens zu bezeichnen vermag.

Da man die *Ursachen* jedes Geschehens *Kräfte* resp. *Energieen* nennt, so kann man als das allgemeine *Ziel* der Entwickelungsmechanik die »*Ermittelung der gestaltenden Kräfte oder Energieen*« bezeichnen. In so fern uns jedoch die Kräfte s. Energieen nur durch ihre *Wirkungen*, d. h. jede Art derselben durch ihre besondere *Wirkungsweise*, bekannt werden, so lässt sich diese Aufgabe auch als die »*Ermittelung der gestaltenden Wirkungsweisen*« definiren.

Eine *allgemeine*, nicht quantitative, sondern zunächst nur *qualitative ursächliche Erklärung* besteht dem entsprechend stets in der Zurückführung des betreffenden Geschehens auf *allgemeiner gültige*, d. h. auch bei vielen anderen Vorgängen vorkommende, *beständige*, also unter gleichen Umständen an jedem Orte und zu jeder Zeit in gleicher Weise stattfindende *Wirkungsweisen*, die man kurz »*Wirkungsbeständigkeiten*« nennen kann.

Diese *aus den Eigenschaften der Komponenten folgenden, also mit Nothwendigkeit* sich ergebenden »*beständigen Wirkungsweisen*« oder sogenannten »*Gleichförmigkeiten der Natur*« werden gewöhnlich mit dem Namen »*Naturgesetze*« bezeichnet; bei Annahme dieser letzteren Bezeichnungsweise wäre es die Aufgabe der Entwickelungsmechanik, die Gestaltungsvorgänge der Entwickelung auf die ihnen zu Grunde liegenden Naturgesetze zurückzuführen.

Es ist aber wohl zu empfehlen, wenigstens in den Fällen, in welchen der Ausdruck »*beständige Wirkungsweise*« bezeichnender wirkt, ihn statt des auf anthropomorphen Vorstellungen von der Natur beruhenden Ausdruckes »*Naturgesetz*« zu verwenden. Zumal bei dem Betreten eines neuen großen, ganz besondere Schwierigkeiten einschließenden Forschungsgebietes scheint es angemessen, *das, was ermittelt werden soll, direkt selber zu nennen*, statt einen dem Wesen der Sache fremden Ausdruck dafür zu gebrauchen.

Da ferner alle der Causalität unterliegenden Wirkungsweisen, also alle Wirkungsweisen, welche Gegenstand unserer Erforschung sein können, »beständige s. gleichförmige« sind, so kann dieses Beiwort für gewöhnlich weggelassen werden; und es genügt, statt »Naturgesetz« einfach »Wirkungsweise« zu sagen. Statt von dem Brechungsgesetz des Lichtes können wir von der »Wirkungsweise« bei der Lichtbrechung reden, statt der »Gesetze« der funktionellen Anpassung sagen wir die »Wirkungsweisen« der funktionellen Anpassung z. B. der Muskeln. Diese Bezeichnungsweise macht zugleich eine in der Biologie sehr verbreitete, unrichtige Anwendung des Wortes »Gesetz« unmöglich, nämlich die Anwendung des Wortes Gesetz zur Bezeichnung von Thatsachen, von Resultaten, statt von Wirkungen, wie es z. B. in der üblichen Bezeichnung »BELL'sches Gesetz« geschieht. Versucht man dafür »BELL'sche Wirkungsweise« zu sagen, so tritt sogleich hervor, dass diese Bezeichnung auf die »Thatsache« der motorischen Natur der vorderen und der (angeblich) rein sensiblen Natur der hinteren Nervenwurzeln nicht anwendbar ist.

Definiren wir nunmehr die allgemeine Aufgabe der Entwickelungsmechanik auf die am wenigsten geheimnisvolle Begriffe einschließende, also einfachste, und zugleich dem unmittelbaren Vorgehen am meisten sich anschließende Weise, so haben wir die organischen Gestaltungsvorgänge auf die wenigsten und einfachsten »Wirkungsweisen« zurückzuführen. Letzteres schließt schon ein, dass für jede dieser Wirkungsweisen der einfachste Ausdruck gesucht werde.

Jedes Wirken, also auch das Produkt desselben, jede Wirkung hat mindestens zwei Ursachen s. Komponenten, da, analytisch verfolgt, kein Ding seinen Zustand von selber ändern kann.

Entwickelung ist Änderung und muss daher stets auf mehreren Komponenten, also auf Kombinationen von Ursachen s. Energieen beruhen. Genauer genommen verstehen wir unter Entwickelung die Produktion von Mannigfaltigkeit. Letztere wird bei jedem Wirken, bei jeder Kombination von Energieen hervorgebracht, mindestens während und kurze Zeit nach der Dauer des Wirkens selber; und ihre Entstehung beruht auf der ungleichen Vertheilung der Energie während der Übertragung derselben, z. B. beim Drücken auf einen Körper, beim Erwärmen oder elektrischen Durchströmen eines Gegenstandes, bei der Verbreitung der Strahlen eines Lichtes etc. Es ist daher nicht principiell nöthig,

besondere Entwickelungsenergieen anzunehmen; dies schließt jedoch nicht aus, dass beim Speciellen der organischen Entwickelung gleichwohl solche als besondere, gestaltliche Mannigfaltigkeit producirende Komponenten, wie z. B. die Wachsthumsenergieen, betheiligt seien.

Die organische Entwickelung besteht in der Produktion wahrnehmbarer, typisch gestalteter Mannigfaltigkeit. Sehen wir an dieser Stelle von den Bedingungen der Wahrnehmbarkeit[1]) ab, so sind zur Entstehung »typischer« Mannigfaltigkeit selbstverständlich besondere »typische« Kombinationen von Ursachen s. Energieen nöthig. Für die besondere gestaltete Natur dieser Mannigfaltigkeit sind besondere, »gestaltend wirkende« Kombinationen von Ursachen erforderlich, welche die eben erwähnten »gestaltenden Komponenten« darstellen. Wenn nun diese gestaltenden Komponenten nach ihrer Art, Größe und Anordnung in vollkommen typischer Weise producirt werden, so ist selbstverständlich, dass beim Fernbleiben äußerer Störung auch die von ihnen hervorgebrachte gestaltliche Mannigfaltigkeit eine vollkommen typische werden muss.

»Im Speciellen« haben wir demnach jeden einzelnen Gestaltungsvorgang auf die ihn bedingenden besonderen Kombinationen von Energieen resp. auf die Wirkungsweisen derselben zurückzuführen, und zwar ist jede dieser Wirkungsweisen nach ihrer Örtlichkeit, Zeit, Richtung, Größe und Qualität zu ermitteln. Oder umgekehrt können wir streben, von jeder an der Entwickelung eines Organismus als betheiligt erkannten Wirkungsweise ihren speciellen Wirkungsantheil an den einzelnen Gestaltungen festzustellen.

Diese Wirkungsweisen, in die wir die organischen Gestaltungsvorgänge zerlegen, und daher auch die sie bedingenden Energieen können einmal dieselben sein wie die des anorganischen s. physikalisch-chemischen Geschehens.

Da es nicht Aufgabe des Biologen als solchen ist, die Komponenten des anorganischen Geschehens weiter zu erforschen und zu zerlegen, als die Physiker und Chemiker, so nehmen wir diese Komponenten als gegeben hin und können sie, so weit wir sie bei dem organischen Geschehen betheiligt finden, als »**einfache Komponenten**« desselben bezeichnen; so räthselhaft auch ihr Wesen an sich sein mag, und wenn sie auch früher oder später von den Physikern und Chemikern weiterhin zerlegt werden; sobald letzteres

geschehen ist, werden wir uns dieser weiteren, noch einfacheren Komponenten bedienen.

Neben dem Bestreben der Ermittelung solcher »einfacher Komponenten« muss der entwickelungsmechanische Forschungsweg von Anfang an durch die Einsicht bestimmt werden, dass die organische Gestaltung sich zumeist durch Komponenten von vorläufig unübersehbarer Komplicirtheit vollzieht, für welche ich den Namen »**komplexe Komponenten**« vorgeschlagen habe[2]). Obschon es unserer unmittelbaren Auffassung entspricht, dass auch diese Komponenten in letzter Instanz auf anorganischen Wirkungsweisen beruhen, so verleiht doch die Komplicirtheit ihrer Zusammensetzung diesen Komponenten Eigenschaften, welche von denen der anorganischen Wirkungsweisen oft so erheblich verschieden sind, dass sie den Leistungen dieser nicht nur sehr unähnlich sind, sondern ihnen zum Theil geradezu zu widersprechen scheinen; solches bekundet z. B. die Nichtexosmose der Salze der lebenden, im Wasser liegenden Fischeier, die Nichteintrocknung lebender kleiner Insekten im Sonnenlichte; während nach dem Tode dieser Gebilde sofort im ersteren Falle Diosmose, im zweiten Eintrocknung stattfindet; ferner die Absonderung des Drüsensekretes in einen Raum mit höherem Druck, als er in den Blutkapillaren der Drüse sich findet. Diese Vorgänge bekunden, dass in den ersteren Fällen die Salze resp. das Wasser nicht frei sondern gebunden, beschäftigt vorhanden sind, während letzteren Falles besondere aktive Leistungen unter entsprechendem Aufwand von Energie seitens der Epithelzellen vorliegen.

Es muss daher unsere zweite Hauptaufgabe sein, diese wenn auch komplexen, so doch beständigen, unter gleichen Verhältnissen stets gleich wirkenden Komponenten zu ermitteln, das heißt, die organische Gestaltung auf solche an sich unverständlichen, aber konstanten Wirkungsweisen zurückzuführen.

Jede »komplexe Komponente« stellt also bloß die Wirkung, die Resultante unübersehbarer Einzelwirkungen dar. Aus ersteren aber resultiren die meisten der von uns wahrgenommenen Gestaltungsvorgänge; es ist daher unsere Aufgabe, das Chaos innerer Wirkungen in eine möglichst geringe Zahl solcher Wirkungsweisen zu zerlegen.

Solche »**komplexen Komponenten**« sind zunächst die elementaren Zellfunktionen: die Assimilation, die Dissimilation, die Selbstbewegung der Zelle im Allgemeinen, die Selbsttheilung

der Zelle als eine bestimmte Koordination von Selbstbewegungen; dazu kommen die typische formale Selbstgestaltung und die qualitative Selbstdifferenzirung der Zelle als noch höher zusammengesetzte Wirkungen.

Dagegen stellt das Massenwachsthum der Zellen vielleicht bloß die Resultanten gleichzeitig verlaufender Assimilations- und Dissimilationsvorgänge dar; und dasselbe kann unter Berücksichtigung äußerer Druckwirkung auch vom Massenschwund der Zelle gelten. Lokales Wachsthum dagegen kann außer auf Massenwachsthum am bezüglichen Orte bereits vorhandener Zellen auch auf Hinwanderung von Zellen, also auf anderen komplexen Komponenten wie Chemotropismus und Cytotropismus[3] beruhen. Ausschließlich »dimensionales Wachsthum«[4] einer Stelle kann dagegen auf aktiver Umformung von Zellen beruhen. Andere, gleichfalls die Bewegungsrichtung einzelner Zellen oder mehrzelliger Lebewesen bestimmende komplexe Komponenten sind der Galvano-, Helio-, Hydro-, Thigmotropismus.

Die einstellende Wirkung der »Gestalt« der, noch nicht geweblich differenzirten, Furchungszelle auf die Richtung der Kernspindel, so die Einstellung der Kernspindel in die größte durch den Massenmittelpunkt des Protoplasma der Zelle legbare Dimension der Zelle[5]; die trophische Wirkung der funktionellen Reize (auf welche alle die außerordentlich mannigfaltigen Erscheinungen der funktionellen Anpassung zurückführbar sind[6]); die trophische Wirkung der Ganglienzellen auf ihre Nervenfasern und bezüglichen Endorgane sind weitere bereits festgestellte komplexe Komponenten, durch welche viele Gestaltungen vermittelt werden; eben so die Wirkung verstärkter Blutzufuhr auf die Vermehrung des Bindegewebes der betreffenden Theile etc.

Diese komplexen Komponenten erscheinen noch relativ einfach im Verhältnis zu anderen, mit deren Aufstellung wir die Analyse mancher Formbildungen zu beginnen genöthigt sind.

Als Beispiel solcher sei hier eine, wenn auch nur sehr vorläufige Formulirung angeführt; denn wenn wir nie den Muth haben anzufangen, kommen wir auch nie aus der Unkenntnis heraus:

Die Zellen aller tubulösen und acinösen Drüsen sind bipolar differenzirt, sie haben eine Basalseite, welche zur Nahrungsaufnahme aus der ihr anliegenden Kapillare dient, und dieser gegenüberliegend eine Sekretionsseite; beide Oberflächen sind durch einen ganzen Zelldurchmesser von einander getrennt; die anderen

Flächen sind bloße Berührungsflächen mit den Nachbarzellen. Der Stoffwechsel findet in der die Polseiten verbindenden Hauptrichtung der Zelle statt, welche Richtung meist zugleich die größte Dimension darstellt.

Die fachwerkartig angeordneten Zellen der ausgebildeten Säugethierleber dagegen, welche eine Netzdrüse von engstmöglichen Maschen, nämlich von der Maschenweite bloß einer Zelle darstellen, sind als multipolar in dem eben dargelegten Sinne zu bezeichnen; denn jede Zelle hat mehrere Ernährungs- und mehrere Sekretionsseiten. Sekretions- und Ernährungsflächen sind bloß um den halben Zelldurchmesser von einander entfernt. Das von diesen Zellen gebildete Fachwerk stellt seiner Form nach bloß einen Ausguss der Zwischenräume zwischen dem Netz der schlauchförmigen Blutkapillaren dar.

Da die an die Blutkapillaren angepasste Fachwerkstruktur diesen engmaschigen Netztypus und dieser die Multipolarität der Leberzellen zur Voraussetzung hat, so kann man als das Primäre aller dieser Abweichungen vom Schlauchtypus der anderen Drüsen die Änderung der Polarität der Leberzellen auffassen und demgemäß sagen: Die Umwandlung des auch bei der Säugethierleber zuerst vorhandenen Schlauchtypus in den späteren Fachwerktypus ist die Folge der Umdifferenzirung der ursprünglichen bipolaren Natur der Leberzellen in eine multipolare Natur, oder: die multipolare Differenzirung der Leberzellen bedingt oder bewirkt die Umordnung dieser Zellen aus dem Schlauchtypus zum Fachwerktypus, wobei das Fachwerk sich zugleich behufs bester Ernährung eng an die schlauchförmigen Blutkapillaren anpasst.

Alle diese festen »beständigen Wirkungsweisen« oder »komplexen Komponenten« organischer Gestaltungsvorgänge müssen nun weiterhin nach ihrer Örtlichkeit sowie nach der Zeit, Richtung, Größe ihres Antheiles an den speciellen Gestaltungen der Organismen und in der Art ihrer Wirkung ermittelt werden.

Sehr viele solcher beständigen Wirkungsweisen werden zuerst noch zu ermitteln sein, und alle müssen weiterhin in einfachere und noch verbreiteter vorkommende komplexe Komponenten zerlegt werden. Bei diesem Bestreben wird es wohl manchmal gelingen, auch zugleich eine »einfache Komponente« aus den komplexen Komponenten abzuspalten.

Zunächst wird bei diesem Bestreben, wie bei jeder Analyse, statt einer Vereinfachung eine Komplikation gewonnen, indem ein

scheinbar einfacher Vorgang in zwei oder mehr Komponenten zerlegt wird. Die vereinfachende Wirkung der Analyse tritt erst hervor, wenn die Zerlegung auf viele Vorgänge ausgedehnt wird und sich dabei oft dieselben Komponenten ergeben.

Diese vereinfachende Wirkung zeigt sich schon jetzt: Alle die außerordentlich mannigfaltigen Formenbildungen der mehrzelligen Lebewesen können wir auf die wenigen Wirkungsweisen des Zellwachsthums resp. Zellschwundes, der Zelltheilung, der Zellwanderung, der aktiven Zellgestaltung, der Zellausscheidung und der qualitativen Zellveränderung zurückführen; gewiss eine anscheinend sehr einfache Ableitung. Es bleibt aber nun die unendlich schwierigere Aufgabe, nicht nur den speciellen Antheil jedes dieser Vorgänge an den einzelnen Gestaltungen zu ermitteln, sondern auch diese komplexen Komponenten selber in ihre weiteren und immer weiteren Komponenten zu zerlegen.

Und trotz solcher scheinbarer Einfachheit können ferner die gestaltenden Ursachen auf jeder höheren Stufe der Aggregation von Lebenseinheiten von denen der niederen Stufe zum Theil verschieden sein, so dass z. B. Gestaltungsweisen, welche den selbständig lebenden niederen Einheiten, etwa den Protisten, zukommen, auf höherer Stufe der Aggregation den entsprechenden niederen Einheiten, den Zellen eines mehrzelligen Organismus fehlen; während zugleich neue, nur der betreffenden höheren Einheit zukommende Wirkungen stattfinden, die dann natürlich auf Wechselwirkung ihrer niederen Bestandtheile beruhen. Nach der Ermittelung der gestaltenden Leistungen jeder solchen Einheit sind somit die Wirkungsweisen, auf denen diese Leistungen beruhen, besonders festzustellen; dies gilt von den niedersten selbstthätigen Theilen der Zelle[7]: den Isoplassonten, Autokineonten, Automerizonten, Idioplassonten und den aus ihnen sich aufbauenden Theilen, dem Zellkern, Centrosoma und Protoplasma, ferner für die ganzen Zellen selber, für die Gewebe, Organe und die aus letzteren zusammengesetzten Organismen.

Da jede dieser Lebenseinheiten verschiedener Ordnung durch besondere Leistungen ausgezeichnet ist, so interessirt uns bei einem Zusammenwirken einer solchen Einheit mit einem »äußeren« Faktor oft bloß das Verhalten dieser Einheit und wir bezeichnen dasselbe als Reaktion derselben. Bei vollkommener Würdigung des Geschehens müssten wir natürlich gleichfalls berücksichtigen, in welcher

Weise dabei der »äußere«, richtiger der »andere« Faktor alterirt wird, zumal wenn er auch einen lebenden Theil darstellt.

Wir sprechen so von gestaltenden Reaktionen der Zellen, der Gewebe, der Organe oder des ganzen aus ihnen zusammengesetzten Organismus, z. B. bei der Einwirkung verstärkter funktioneller Reize auf Knochen durch die Thätigkeit der Muskeln etc. etc.

Außer den Wirkungsweisen resp. Energieen der Entwickelung sind ebenso die Wirkungsweisen resp. Energieen der Erhaltung und der Rückbildung der organischen Formen und ihrer Träger, der Elementartheile, besonders zu erforschen; wennschon es wahrscheinlich ist, dass die Erhaltung oft bloß den Gleichgewichtsfall verschiedenartiger, auch bei der Entwickelung thätiger gestaltender Komponenten darstellt, und dass bei der nachfolgenden Rückbildung dies Gleichgewicht zu Gunsten der alterirenden, vernichtenden Komponenten gestört ist. Neben der Aufsuchung solcher Verhältnisse ist aber andererseits noch zu prüfen, ob nicht doch jeder dieser Stufen noch besondere, ihr eigenthümliche gestaltende Wirkungsweisen zukommen.

Entsprechend ferner der doppelläufigen, phyletischen und ontogenetischen Entwickelung muss die Entwickelungsmechanik die Ursachen resp. Wirkungsweisen jeder dieser beiden Entwickelungsarten zu erforschen suchen; und es ist danach eine ontogenetische und eine phylogenetische Entwickelungsmechanik auszubilden.

Da die ontogenetische Entwickelungsmechanik rasch in unserer Gegenwart ablaufendes Geschehen zum Gegenstande ihrer Forschung hat, so wird sie naturgemäß weitaus ergiebiger werden als die phylogenetische, deren Geschehen größtentheils der Vergangenheit angehört und, so weit es jetzt noch stattfindet, zumeist nur äußerst langsam sich vollzieht. Doch werden, in Folge des innigen Causalnexus beider, viele Ergebnisse der ontogenetischen Forschung Folgerungen auch auf phylogenetische Vorgänge zu ziehen gestatten und daher Licht auch auf diese werfen; außerdem ist auch die Phylogenie innerhalb ihrer jetzt sich vollziehenden Vorgänge der causalen Forschung nicht ganz unzugänglich; zumal kann auf experimentellem Wege mancher ursächliche Zusammenhang ermittelt werden, wie dies z. B. durch künstliche Zuchtwahl bereits geschehen ist.

Die Komponenten, mit denen die Lehre von der Phylogenese bis jetzt ausschließlich gearbeitet hat, die Variation (Anpassung)

und die Vererbung, sind noch komplicirter als die oben genannten komplexen Komponenten. Doch repräsentirt diese Unterscheidung gleichwohl die Analyse einer außerordentlich großen Mannigfaltigkeit auf zwei, allerdings im Speciellen ihrer Wirkungsweise selber außerordentlich mannigfache, also nicht »beständige s. gleichförmige« Komponenten. Das Wort »Variation« ist in noch viel höherem Maße als das Wort »Vererbung« ein Sammelname für in gewisser Hinsicht gleichartige Resultate, welche aber auf sehr verschiedenen Wirkungsweisen beruhen können. Es wird daher eine weitere Aufgabe der Entwickelungsmechanik sein, die mannigfachen beständigen Unter-Komponenten der so bezeichneten Wirkungen und danach wiederum deren Ursachen aufzusuchen.

Auch damit ist schon ein erfreulicher Anfang gemacht. Stellte Darwin's Zuchtwahllehre allein Aufspeicherungsursachen gegebener Eigenschaften auf Grund des Übrigbleibens, des nicht zu Grundegehens dar, so gewährt die neue Mechanomorphosenlehre Julius von Sachs'[8] bereits einen Einblick in wirklich thätige, also direkte Bildungsursachen, in gestaltende Wirkungsweisen der Vorgeschichte der Organismen.

## II. Methodik der entwickelungsmechanischen Forschung.

Die causale Forschungsmethode κατ' ἐξοχήν ist das Experiment. Dieser Satz gilt noch mehr als für jede andere ursächliche Forschung für die entwickelungsmechanische. Das ergiebt sich aus folgenden Erwägungen.

Das gestaltende Wirken findet im Organismus in unsichtbarer Weise statt; wir können nicht sehen, wie die Ganglienzellen der Vorderhörner auf die Ausbildung der Muskeln wirken, wie die vermehrte Aktivität das Wachsthum der Organe anregt, wie von Zellen ausgeschiedene Stoffe auf andere Zellen chemotropisch anlockend wirken; ja nicht einmal, dass Zellen beim Wachsthum sich drücken und so passive Formbildung der betreffenden Theile veranlassen. All dies Wirken können wir nur erschließen.

Die Ermittelung dieser Wirkungsverhältnisse wird ferner dadurch wesentlich erschwert, dass das eigentliche gestaltende Wirken im Verhältnis zum Verlauf der sichtbaren Änderung so rasch sich vollzieht, dass selbst bei Produktion größerer Umgestaltungen das

ursächliche Wirken, das Antecedens, der Wirkung, also der Folge, in jedem Momente quantitativ fast immer nur um ein Differential voraus ist, derart, dass man z. B. selbst bei eventuellen passiven Deformationen nach His diesen Vorgang nicht durch Entfernung der drückenden Theile feststellen kann[9]), weil die durch Pressung hervorgebrachte Form jederzeit bereits fast vollkommen im inneren Gleichgewicht ist und nur ein letztes Minimum der Anpassung noch fehlt, so dass ein passiv deformirtes Gebilde nach der Entfernung der drückenden Theile nicht, gleich einem gebogenen Gummischlauch, nach dem Aufhören der biegenden Kraft sogleich in seine frühere Form zurückkehrt.

Da ferner bei der normalen Entwickelung des Individuums jederzeit viele Veränderungen gleichzeitig stattfinden, so können wir aus den Beobachtungen dieser Veränderungen bloß schließen, dass die Gesammtheit der früheren Veränderungen die Ursache der ihr folgenden Veränderungen ist oder sein kann; wir sind aber nicht im Stande zu schließen, von welcher der früheren Veränderungen jede einzelne der späteren Veränderungen abhängig ist.

Auf Grund des Satzes: »Zwei Erscheinungen, die immer zusammen vorkommen, stehen in causalem Zusammenhang«, können wir zwar ohne Experiment aus vergleichenden Beobachtungen des normalen Geschehens manche Wirkungsweisen zwischen den Theilen ableiten; und zwar werden diese Wirkungsweisen um so mehr Wahrscheinlichkeit für sich haben, je größer und mannigfacher das verglichene Beobachtungsmaterial ist.

So hat z. B. Balfour[10]) die Thatsache, dass die Eier der Haifische, Knochenfische und Vögel bloß der partiellen Furchung unterliegen, aus einer die Theilung hemmenden Wirkung des in den Eiern dieser Thiere in besonders hohem Maße angehäuften Nahrungsdotters abgeleitet.

Aber solche Schlüsse gewähren gleichwohl nie »volle« Sicherheit, weil der beobachtete Zusammenhang von Erscheinungen kein direkter zu sein braucht, sondern auf den Wirkungen dritter, unbekannter Komponenten beruhen kann. Denn die organischen Vorgänge der typischen s. normalen Entwickelung der Organismen sind so unübersehbar mannigfach und räthselvoll, dass wir, zumal jetzt am Anfange exakter ursächlicher Forschungen, nie mit Sicherheit das Vorhandensein solcher gemeinsamer dritter und weiterer Komponenten verneinen

können; um so weniger, als stets nur ein kleiner Theil des sekundären oder tertiären Geschehens in den Bereich unserer Beobachtungsfähigkeit fällt, während alles primäre Geschehen der organischen Gestaltung unserer Wahrnehmung entzogen ist. Durch vergleichende Beobachtung des normalen Geschehens können daher Wirkungsweisen wohl »ermittelt« aber nicht »bewiesen« werden.

Dies müssen wir uns stets gegenwärtig halten; wir dürfen bloß beobachtend am typischen normalen Geschehen erschlossene Wirkungen nie für vollkommen gesichert halten, sondern müssen uns bestreben, noch direkte Beweise für sie zu erbringen.

Es hat sich z. B. gezeigt, dass bei den ersten Furchungen vieler Eier die Theilungsrichtungen in bestimmter Weise auf einander folgen. Wenn man berücksichtigt, dass die Kernspindel normalerweise rechtwinkelig zur Theilungsfläche der Zelle steht, so ergiebt sich aus den Richtungen dieser ersten Theilungen bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Gestalt der Zellen als Gemeinsames, dass bei diesen ersten Theilungen die Kernspindeln sich in die größte, durch den Massenmittelpunkt des Protoplasma legbare Dimension einstellen. Geht man von diesem Satze aus, so kann man für viele Eier die Folge der ersten Theilungsrichtungen deduktiv ableiten. Gleichwohl wohnt diesem Satze so lange keine Sicherheit inne, als er nicht außerdem noch direkt erwiesen ist; denn es könnten dieselben typischen Theilungsfolgen der normalen Entwickelung durch andere, wenn auch vielleicht vielmal komplicirtere aber ebenfalls typische Wirkungen hervorgebracht sein. Mehr als durch hundert weitere, beim normalen Geschehen aufgefundene Übereinstimmungen mit dieser Regel wurde die annähernde Richtigkeit derselben durch ein einziges Experiment erwiesen, indem bei Pressung von Eiern zu abnormer Form die Richtungsfolge der ersten Theilungen in der Weise von der Norm abgeändert wurde, dass auch jetzt wieder die Kernspindeln in der bezeichneten größten Dimension standen. Zugleich zeigte sich aber, dass in seltenen Fällen die Kernspindel sich in die kleinste durch den genannten Punkt gehende Richtung einstellt, was also zugleich auf die Wirkung mehrerer Faktoren bei der Bestimmung dieser Einstellungsrichtung hinweist[5]).

Es besteht von den anorganischen Wissenschaften her auch bei den Biologen die Neigung, die uns am »einfachsten« erscheinenden hypothetischen Ableitungen schon um dieser

scheinbaren Einfachheit willen für die wahrscheinlichsten zu halten.

So viel mit dieser Annahme auch gearbeitet wird und leider auch gearbeitet werden muss, und obgleich auch schon manches Richtige damit gewonnen worden ist, so muss die Anwendung derselben auf das normale biologische Geschehen doch stets mit großer Reserve geschehen, denn eine tiefere Einsicht zeigt uns, dass wir noch nicht genügenden Einblick in die wirklichen Entwickelungsmechanismen haben, um beurtheilen zu können, was *für sie* das Leichteste und Einfachste ist.

So scheint es uns eine wesentliche Vereinfachung, wenn wir z. B. in Folge von Bethätigung der funktionellen Anpassung viele typische und zweckmäßige Formen durch Selbstgestaltung von der Wirkung des Gebrauches ableiten können. Die Richtigkeit dieses Principes und seiner Anwendung in vielen Fällen ist längst direkt erwiesen. Gleichwohl beobachten wir, dass viele Gestaltungen, welche durch dies Princip hervorgebracht werden könnten, z. B. die Gestaltung der Gelenke, die funktionelle Struktur des Darmes, gleichwohl schon gebildet werden, bevor noch Gelegenheit zur Bethätigung dieser Wirkungsweise gegeben ist. Es ist also noch ein anderer Modus der Bildung derselben Formen thätig, ein Modus, der, wie es scheint, mehr auf selbständig vererbten, typisch lokalisirten Bildungskräften einzelner Theile beruht. Diese letztere Bildungsweise erscheint uns viel schwieriger als die erstere, eben weil sie eine ganze Anzahl selbständiger, typisch lokalisirter Einzelgestaltungen für die Herstellung eines einzelnen Gebildes erfordert. Dass jedoch diese Bildungsweise in Wirklichkeit eine sehr leichte sein muss, bekundet die Verschiedenheit der schönen und reichen Zeichnung des Vogelkleides bei einander nahe stehenden Arten, obschon zu jedem solchen Kleide jede einzelne, durch ihren Platz am Körper und zwischen anderen charakterisirte Feder eine besondere typische, von der Nachbarschaft in typischer Weise abweichende Zeichnung haben muss.

»Sicherheit« über ursächliche Ableitungen vermag allein das Experiment zu geben, sei es das »künstliche Experiment« oder das »Naturexperiment« als Variation, Missbildung, oder anderes pathologisches Geschehen; solche Sicherheit ist aber auch hierbei noch nur unter Berücksichtigung mannigfacher, oft schwierig einzuhaltender Vorsichtsmaßregeln zu gewinnen.

In dem Experimente wird oder ist besten Falles bloß eine uns bekannte Komponente verändert; und wir erkennen an den Folgen dieser Änderung diejenigen Erscheinungen, die mit dieser Komponente in Zusammenhang stehen.

Erfahrungsgemäß liegt aber die Sache nicht so einfach; sondern wir haben bei organischen Objekten auch nach dem künstlichen, analytischen Experiment oft die größten Schwierigkeiten, die Folgen auf die richtigen Ursachen zurückzuführen; wir müssen zunächst das betreffende Experiment oft wiederholen, um konstante Resultate zu erzielen, und es dann noch mannigfach modificiren, um die richtigen Ursachen ermitteln zu können. Dies rührt wieder daher, dass auch hier noch die Verhältnisse so komplicirt liegen, dass wir die primär alterirten Komponenten selbst beim künstlichen Eingriff oft nicht genügend kennen; weil, wenn wir bloß eine einzige Komponente geändert zu haben glauben, durch zufällige äußere oder innere Umstände oder durch unbeabsichtigte Nebenwirkungen unseres eigenen Eingriffes deren mehrere alterirt worden sind. Aber nur wenn wir die sichere Überzeugung haben dürfen, dass wirklich keine andere als die von uns berücksichtigte eine Komponente geändert worden ist, können wir schon aus einem Experiment einen sicheren causalen Schluss ableiten.

Diese Überzeugung resp. Einsicht werden wir nur selten bei Experimenten an Organismen haben. Die Folge davon ist, dass so häufig, wenn wir glaubten unter ganz gleichen Umständen und in gleicher Weise wie früher experimentirt zu haben, gleichwohl verschiedene Resultate sich ergaben. So lange wir nicht wenigstens bei vielfachen Wiederholungen desselben Experimentes dasselbe Resultat erhalten, dürfen wir also überhaupt keinen Schluss ziehen. Und jetzt beim Anfang unserer Forschungen, wo wir noch keinen Überblick über die vorkommenden Wirkungsweisen haben, wird es oft unentbehrlich sein, dieselbe Frage auf mehrere, möglichst verschiedene Weisen experimentell in Angriff zu nehmen; und erst, wenn diese verschiedenen Experimente auf denselben ursächlichen Zusammenhang hinweisen, dürfen wir als sicher annehmen, dass dieser der richtige ist.

Mit Hilfe solcher Experimente vermögen wir einmal die durch vergleichende Beobachtungen der normalen Gestaltungen ermittelten Beziehungen zu prüfen, wie andererseits auf viele neu aufgestellte Fragen uns Antwort zu verschaffen, Antwort zu erzwingen.

Ehe wir die ursächlichen Wirkungsweisen ihren Eigenschaften nach bestimmen können, müssen wir zunächst feststellen, zwischen welchen Theilen überhaupt gestaltende Wirkungen stattfinden; das heißt, wir müssen die »Örtlichkeit« der gestaltenden Wirkungen feststellen. Auf die Gestaltung eines einzelnen, umgrenzten Gebildes oder Theiles bezogen, heißt das, wir müssen ermitteln, ob die Ursachen seiner Gestaltung in ihm selber liegen, oder ob zu seiner Gestaltung noch von außen her kommende Einwirkungen nöthig sind.

Der Antheil der verschiedenen, an einer Gestaltung betheiligten Ursachen an derselben kann ein sehr ungleicher sein.

Da über die Ursachen von verschiedener Dignität eigenthümliche Vorstellungen und Bezeichnungen verbreitet sind, scheint es angemessen, um eine größere Einheitlichkeit anzubahnen, auf diese Verhältnisse hier etwas einzugehen.

Alle Komponenten, deren zeitliches und örtliches Zusammentreffen zu einer bestimmten Wirkung nöthig ist, stellen in ihrer Gesammtheit die »ganze Ursache« dieser Wirkung dar. Von diesen Komponenten bezeichnet man oft diejenige, mit deren Eintritt die Wirkung beginnt, also das letzte vorherige Ereignis als die Ursache der Wirkung; während die vorher schon dauernd vorhandenen Komponenten, also die permanenten Thatsachen »Vorbedingungen« genannt werden. Das ist indess eine willkürliche und beim Anstreben vollständiger Kenntnis nachtheilige Unterscheidung. Das Wesentliche ist: Alle Komponenten einer Wirkung müssen vorher »existiren«, sie brauchen aber nicht alle unmittelbar vorher »anzufangen«.

Dagegen schien es mir nützlich, zur Förderung unserer speciellen Zwecke eine andere Unterscheidung von Ursache und Vorbedingung einzuführen, obschon auch ihr etwas Willkürliches anhaftet.

Als »**Ursachen**« oder besser als die »**specifischen Ursachen**«, die »**specifischen Komponenten**« eines organischen Gestaltungsvorganges habe ich diejenigen Komponenten desselben bezeichnet, welche die »specifische Natur« des Vorganges bestimmen; während die anderen für den Eintritt des Geschehens gleichfalls unerlässlich nöthigen Komponenten, welche aber, wie z. B. die Wärme, Sauerstoff, resp. so weit sie den Charakter dieser Gestaltung nicht bestimmen, als »**Vorbedingungen**« oder »**indifferente Ursachen**« s. »**indifferente Komponenten**« des betreffenden Geschehens bezeichnet werden [11]).

Ist unser Bemühen nicht auf die Ursache der Eigenschaft des Geschehens, sondern nur auf die Ursache des Ortes, der Zeit oder der Größe desselben gerichtet, so sind diejenigen Komponenten als die »specifischen« Ursachen dieser Umstände zu bezeichnen, welche eben für den betreffenden Umstand bestimmend sind.

Die Theorie dieser ungleichen Betheiligung der Komponenten an der Bestimmung der specifischen Natur der Resultante bedarf noch besonderer Ausbildung.

Auf Grund dieser Beachtung der verschiedenen Leistungen der Komponenten desselben Vorganges und der darauf gegründeten Bevorzugung der die specifische Natur des untersuchten Geschehens bedingenden Komponenten habe ich dann eine Gestaltung als »**Selbstdifferenzirung**« des betreffenden abgegrenzten oder abgegrenzt gedachten Gebildes oder Theiles diejenige Veränderung desselben bezeichnet, deren »specifische Ursachen« (im eben definirten Sinne) in dem gestalteten Gebilde oder Theile selber liegen; und diese Bezeichnung wurde auch dann angewandt, wenn zu dieser Gestaltung noch die Zufuhr von Energie, z. B. in Form von Wärme, Sauerstoff etc. von außerhalb her nöthig ist. Zur Unterscheidung beider Fälle wurde dann als »**vollkommene Selbstdifferenzirung**« der Fall bezeichnet, wenn alle Komponenten in dem gestalteten Theile selber liegen, während »**unvollkommene Selbstdifferenzirung**« stattfindet, wenn noch Zufuhr von Energie, von außen her erforderlich ist, sofern diese nur die »Vorbedingung« der gestaltenden Wirkung in dem eben angegebenen Sinne darstellt.

So ist die Entwickelung des ganzen befruchteten Eies der höheren Thiere als Selbstdifferenzirung desselben zu bezeichnen, weil alle die specifische Gestaltung bestimmenden Ursachen s. Energieen in ihm selber liegen und nicht von außen zugeführt zu werden brauchen. Da aber immerhin, wenn auch bei den Eiern verschiedener Thiere in sehr verschiedenem Maße zu dieser Entwickelung Zufuhr von Energie von außen her in Form von Wärme, Licht, gasförmiger oder flüssiger Nahrung nöthig ist, welche aber nicht bestimmen, ob aus dem Eie z. B. ein Hühnchen, ein Frosch oder Fisch wird, und dass die Lunge an der bestimmten Stelle des Embryo angelegt wird, so ist die Entwickelung des Eies genauer als »unvollkommene Selbstdifferenzirung« zu bezeichnen.

Selbstdifferenzirung im strikten dynamischen und analytischen Sinne kann es ja, wie oben bereits erörtert wurde, überhaupt nicht

geben, da jede Änderung eines Geschehens auf Wechselwirkung beruhen muss. Da der Begriff der Selbstdifferenzirung somit kein processualer, sondern nur ein topographischer, etwas über die *Örtlichkeit* der Ursachen eines Gestaltungsvorganges aussagender ist, so muss bei seiner Anwendung stets das begrenzte Gebilde genannt werden, auf das er im vorliegenden Falle bezogen wird.

»**Abhängige Differenzirung**« ist dann eine Veränderung, bei welcher eine oder mehrere, die specifische Gestaltung bestimmende Komponenten von außen her auf den zu gestaltenden, umgrenzten oder umgrenzt gedachten Theil wirken; und »**passive Differenzirung**« findet statt, wenn alle Komponenten des betreffenden Gestaltungsvorganges eines untersuchten Theiles von außen her einwirken, wie z. B. bei der Modellirung einer Figur aus Thon oder Wachs.

*Selbstdifferenzirung und abhängige Differenzirung können sich gleichzeitig oder nach einander in der verschiedensten Weise kombiniren.*

So ist die normale Gestaltung der Skelettheile, z. B. der Tibia, wohl zum Theil Selbstdifferenzirung, indem vermuthlich ohne äußere Einwirkung aus dem als gegeben angenommenen Anlagenmaterial derselben ein *länglicher, proximal verdickter* Skelettheil entsteht; zum anderen Theil aber ist die Gestaltung abhängige Differenzirung, da die feineren Formen der Gelenkflächen und die dreiseitige Gestalt der Diaphyse durch die Wirkung der Nachbartheile bedingt sind.

Die Gliederung der gewöhnlichen, baumartig verästelten Drüsen in *Läppchen* erscheint durch die gestaltenden Wirkungen der Epithelien, also der specifischen Theile, bedingt und ist, so weit dies richtig ist, *Selbstdifferenzirung der Drüsensubstanz*. Bei der Leber dagegen, einer Netzdrüse, erscheint die normale Größe und Gestalt der Läppchen und auch die lobuläre Gliederung selber durch die Blutgefäße bedingt, und zwar einmal durch die geeignete Kapillarlänge wie zweitens durch die Eigenschaft der letzten Verästelungen der Vena portae, beim Wachsthum des Kapillarnetzes *dichotomische Verzweigungen* in letzterem auszubilden. Die *acinöse Gliederung des Leberparenchyms* stellt somit eine von dem Blutgefäßsystem *abhängige Differenzirung der Drüsensubstanz* dar.

Nach oder schon gleichzeitig mit der wirklichen Ermittelung solcher *»örtlicher« Verhältnisse der gestaltenden Ursachen* werden wir uns zu bestreben haben, Momente aufzusuchen, welche

die Größe und Richtung der gestaltenden Vorgänge bestimmen; gleichzeitig oder schon vorher kann weiterhin die Zeit der Normirung mancher dieser Gestaltungen ermittelt werden, wie es z. B. mit der Zeit der Bestimmung der Richtung der Medianebene des Embryo geschehen ist; denn es ist nicht nöthig, dass diese Gestaltverhältnisse erst mit dem sichtbaren Auftreten der betreffenden Gestaltungen selber bestimmt werden.

Im Gegentheil, bei vollkommen normalem, d. h. vollkommen typischem Verlaufe der individuellen Entwickelung müssten alle typischen Gestaltungen spätestens bereits im befruchteten Eie, sei es implicite in ihren anfänglichsten Komponenten oder schon explicite in bereits sichtbaren Gestaltungen, irgendwie bestimmt sein. Doch ist anzunehmen, dass es vollkommen typische Entwickelung überhaupt nicht giebt[12], sondern dass bei jeder individuellen Entwickelung kleinere oder größere Störungen vorkommen, welche durch Aktivirung von Regulationsmechanismen ausgeglichen werden. Es wäre also genau genommen in zeitlicher Hinsicht nur zu ermitteln, innerhalb welcher früheren Entwickelungsphasen später sichtbar werdende Gestaltungen auch durch sonstige störende Einwirkungen nicht mehr variirt werden können; und in formaler Hinsicht, von welchen früheren, sichtbaren oder unsichtbaren Gestaltungen jede betrachtete spätere Gestaltung bestimmt wird, so wie z. B. normaler Weise die Medianebene des Embryo durch die erste Furche und diese durch die Kopulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes bestimmt wird.

Später werden wir dann den ursächlichen Wirkungsweisen selber näher zu treten suchen, indem wir uns bestreben ihre Qualität zu ermitteln und die allgemeineren Wirkungsweisen nachzuweisen, von deren Kombination diese Wirkung selber nur ein Fall ist.

Das analytische Experiment giebt uns zu alle dem reichliche Gelegenheit. Durch Isolation, Verlagerung, Zerstörung, Schwächung, Reizung, falsche Verbindung, passive Deformation, Änderung der Ernährung und der Funktionsgröße von Theilen des Eies, Embryos oder weiter ausgebildeten Individuums, sowie durch fremde Einwirkung von Agentien, wie Licht, Wärme, Elektricität und chemischen Verbindungen oder Elementen auf Organismen und andererseits durch Entziehung gewohnter Einwirkungen wird es uns möglich sein, vielerlei gestaltende Wirkungen der Theile der Organismen kennen zu lernen. So werden wir z. B. durch Durchschneidung und vertauschte Vernähung der Ansatzsehnen des M. biceps und triceps

brachii bei sehr jugendlichen Thieren den möglichen Einfluss der Muskeln auf die Gestaltungsverhältnisse der Gelenkenden und der Gelenkkapsel, durch quere keilförmige Excision aus langen Knochen kombinirt mit Krappfütterung die Vorgänge der funktionellen Anpassung der Knochenstruktur und damit die Art ihrer nächsten Vermittelung kennen lernen.

Durch solche künstlichen Eingriffe werden wir zunächst das Bestehen von abhängigen Differenzirungen, also von differenzirenden Wechselwirkungen solcher Theile feststellen können, welche genügend weit von einander entfernt sind, um sie mit unseren groben Hilfsmitteln von einander isoliren zu können, ohne durch die schädigende Nähe der Verletzungsstelle ihre Lebensfähigkeit aufzuheben.

Schon jetzt aber weisen manche Ergebnisse darauf hin, dass bei normalem Entwickelungsverlauf die »specifischen Ursachen« vieler Differenzirungen fast ganz in den veränderten Theilen, selbst schon in sehr kleinen Theilen liegen, so dass also selbständige Differenzirungsbezirke in früher Zeit eine oder wenige Zellen umfassen können. So eng lokalisirte Differenzirungsvorgänge bieten der Erforschung viel größere Schwierigkeiten dar; und da auch die gestaltenden Grundvorgänge, die Assimilation, das Wachsthum, die Selbstbewegung und die qualitativen Differenzirungen der Zellen ganz oder doch zunächst im Bereiche des unsichtbar Kleinen sich vollziehen, so werden wir zur Aufhellung dieser Gestaltungsvorgänge in gleicher oder noch weiter gehender Weise von der Hypothese ausgedehnten Gebrauch machen müssen, wie die Physik und Chemie es bezüglich der Grundvorgänge der ihr zugehörigen Wirkungen zu thun genöthigt sind. Dabei werden auch wir gleich den Forschern dieser Gebiete diejenigen Annahmen, welche die meisten Thatsachen erklären und neue Thatsachen mit Erfolg vorauszusagen gestatten als die der Wahrheit am nächsten kommenden betrachten; und ceteris paribus werden wir dabei auch der scheinbar »einfacheren« Erklärung zunächst den Vorzug geben, ohne indess vergessen zu dürfen, dass wir uns in dieser Hinsicht aus den oben angegebenen Gründen leicht wesentlich irren können.

Das Experiment an Lebewesen hat aber eine besondere, Gefahren einschließende Eigenschaft dadurch, dass es in manchen Fällen, wie bei Defekten und gewissen Störungen der Anordnung von Theilen gegen einander, Verhältnisse setzt, in denen der Organismus nicht mit den gestaltenden Mechanismen der direkten oder normalen Entwickelung, sondern mit den Regulations- und

Regenerationsmechanismen der **indirekten Entwickelung** s. **Regeneration** reagirt[13]).

Die **indirekte Entwickelung** vollzieht sich in hohem Maße unter **regulirenden Wechselwirkungen** vieler oder, wie wohl bei größeren Defekten und Störungen niederer Thiere, sogar zeitweilig **aller** Theile des Organismus; sie unterscheidet sich dadurch wesentlich von der **direkten** s. **typischen Entwickelung** des befruchteten Eies, welche beim Ausbleiben jeder Störung oder auch nach Störungen noch eine geringe Zeit lang stattfindet und vielfach unter hochgradiger **Selbstdifferenzirung** umgrenzter Theile sich vollzieht (wobei aber natürlich die Veränderung **innerhalb** dieser Bezirke auf **Wechselwirkung** der **Theile** derselben beruht).

**Die Wirkungsweisen jeder dieser beiden Entwickelungsarten müssen erforscht werden.**

In der Aktivirung der Mechanismen der **indirekten** Entwickelung liegt aber **eines der größten Hindernisse für die Erforschung der normalen Gestaltungsweisen der direkten** Entwickelung.

Bei denjenigen, niederen Organismen, bei welchen die Regeneration rasch nach einem **Defekt** oder nach einer **Störung der Anordnung** der Theile einsetzt, ist daher der Werth des Experimentes für die Erforschung der **normalen** Entwickelungsweisen sehr verringert. Dagegen ist es ein großer Vorzug der höheren Organismen, dass bei ihnen diese Regulationsmechanismen, besonders auf späterer Entwickelungsstufe, viel geringer an Leistungsfähigkeit und zum Theil auch schwerer, d. h. erst später nach der störenden Einwirkung aktivirbar sind, als bei den niederen Thieren.

Dieser günstige Umstand gestattet, gerade bei den uns am nächsten stehenden Organismen die Vorgänge der normalen Entwickelung mit Hilfe des Experimentes eingehend zu studiren.

Indem diese beiden typisch verschiedenen Arten der Entwickelung, sowie ihr Antheil an den Reaktionen experimentell beeinflusster Organismen von den meisten Experimentatoren bisher nicht aus einander gehalten wurden, ist durch die jüngste experimentelle Forschung mehr Verwirrung als Aufklärung geschaffen worden; ganz abgesehen davon, dass die Beobachtungen selber an Genauigkeit und Vollständigkeit viel zu wünschen ließen, wohl desshalb, weil noch nicht genügend gewürdigt wird, wie viel mehr Aufwand an Ausdauer im Beobachten die experimentelle Forschung erfordert als die heutige descriptiv-embryologische Forschung. Letztere ist bereits

so weit ausgebildet, dass man die einzelnen Stadien kennt und vielfach weiß, wann gerade das zur Zeit interessirende Stadium eintritt, während die Folgen eines neuen experimentellen Eingriffes fortwährend Neues bringen können, wesshalb ihre Verfolgung in vielen Fällen kontinuirliche oder wenigstens öftere Beobachtung bei Tag und bei Nacht unerlässlich nöthig macht.

Wir dürfen uns nicht verhehlen, dass die causale Erforschung der Organismen eine der schwierigsten, wenn nicht die schwierigste Aufgabe ist, an die der Menschengeist sich gewagt hat; und dass sie, wie jede causale Wissenschaft, nie das Stadium der Vollendung erreichen wird, da jede Ermittelung einer Ursache neue Fragen nach den Ursachen dieser Ursache gebiert.

Da viele Aufgaben der Entwickelungsmechanik für die experimentelle Forschung fast oder ganz unlösbar sein werden, so ist es nöthig, dass die Entwickelungsmechanik alle Arten und Wege der causalen Erforschung der Organismen und ihre Ergebnisse für ihre Zwecke zu verwenden suche, so weit dies irgend möglich ist, also keine biologische Disciplin dünkelhaft zurückweise, und dass sie außerdem fast noch mehr als die Ermittelung »einfacher Komponenten« die Zerlegung der Gestaltungsvorgänge in beständige »komplexe Komponenten« pflege.

Diese Auffassung von den Wegen und Aufgaben der nächsten entwickelungsmechanischen Forschung unterscheidet sich wesentlich von der Auffassung mancher Genossen gleichen causalen Strebens, nach deren Meinung die beschreibende und vergleichende anatomische sowie die embryologische Forschung für die Entwickelungsmechanik wenig Werth haben. Diese Ansicht wird von Autoren vertreten, welche die gegenwärtige Aufgabe der Entwickelungsmechanik in der sofortigen Zurückführung der organischen Gestaltungsvorgänge auf die rein anorganischen, physikalisch-chemischen Komponenten sehen [14].

Indem wir uns dagegen an das zur Zeit Mögliche halten, können wir in dieser Aufgabe nur ein Endziel sehen, welchem wir uns gegenwärtig und auch weiterhin auf direktem Wege stets nur in relativ geringem Maße werden nähern können; wenn schon nicht davon abzulassen ist, zu versuchen, »die bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen«, wie K. E. von Baer sich ausdrückt [15].

Wohl ist es förderlich und wird uns manche wichtige Aufklärung gewähren, wenn wir streben, Strukturen, Formen und

Vorgänge, welche den organischen möglichst ähnlich oder gleich sind, synthetisch auf anorganischem Wege selber sich erzeugen zu lassen, wie dies z. B. von G. Berthold, Errera und neuerdings mit besonderem Erfolge von O. Bütschli geschehen ist.

Wollten wir aber diesem Wege als einzigem folgen und im Anschlusse daran bloß Vorgänge zu erforschen streben, die sich sogleich in »einfache Komponenten« auflösen oder aus denen sich wenigstens sogleich solche Komponenten abspalten lassen, so würden wir sehr rasch an eine Grenze kommen, an der wir geradezu stehen zu bleiben gezwungen wären; denn die Mehrzahl der organischen Vorgänge ist viel zu komplicirt bedingt, um sich ohne Weiteres auf diese physikalisch-chemischen Wirkungsweisen zurückführen zu lassen. Und selbst, wo solches angeblich bereits geschehen ist, scheint es, dass der Antheil der »einfachen Komponenten« an den betreffenden Gestaltungen gegenüber den mitwirkenden »komplexen Komponenten« erheblich überschätzt wird.

Um »stetig« fortschreiten zu können, werden wir viele Jahre uns vorwiegend mit der Zerlegung in komplexe Komponenten begnügen müssen.

Wird so von der einen Seite her die Aufgabe der »physikalischen« Erklärung, wenigstens bezüglich des gegenwärtig Erreichbaren, erheblich überschätzt, so scheint von anderer Seite her das in dieser Hinsicht Erreichbare schon im Principiellen wesentlich unterschätzt zu werden, indem die organische Form als Unerklärbares und bloß teleologisch Ableitbares bezeichnet wird.

Zu solchem metaphysischen Abschluss verführen leicht die Thatsachen der Regeneration sowie die neuerdings von Driesch gemachte Beobachtung der Entstehung normal gestalteter Produkte nach einer schon in den ersten Gestaltungsvorgängen, nämlich bei der Furchung, hochgradig gestörten Entwickelung. Obgleich diese Vorgänge in der That den Eindruck hervorrufen können, dass mechanisches Geschehen hierzu nicht mehr ausreiche, sondern der Zweck, das typische Ganze herzustellen, werkthätig eingreifen müsse, so dürfen wir eine solche Annahme, zumal bei unserer gegenwärtigen geringen Einsicht doch nicht eher behaupten, als bis jede andere Möglichkeit sicher auszuschließen ist. Dies ist aber zur Zeit keineswegs der Fall. Denn bei der Regeneration ist noch ein Stück des typischen Ganzen vorhanden, in welchem ferner das Ganze selber in Form von Keimplasson,

also in unentwickeltem Zustande, implicite enthalten angenommen werden kann; dieses Regenerationsplasson kann alsdann nach seiner Aktivirung das »Ganze« auch explicite wieder herstellen. Daher entsteht wieder Typisches, der Art Entsprechendes, und zwar, was besonders zu berücksichtigen ist, oft in etwas mangelhafter Weise. Das Problem ist also kein principielles, besonderes, sondern bloß das specielle, auf welche Weise die normale Gestaltung wieder hergestellt wird. Dasselbe gilt auch bezüglich der Leistungen des anzunehmenden Regenerationsplasson bei der bereits während der Furchung gestörten Entwickelung.

Die Kontinuität typischer Gestaltung, die Kontinuität typischen entwickelten und unentwickelten Gestaltungsmateriales ist bei diesen irregulären Vorgängen also nicht unterbrochen; und so schwer auch das Specielle des Geschehens vorstellbar ist, ein zwingender Grund zur Annahme metaphysischer Vorgänge liegt in Folge dessen nicht vor.

Für den Forscher auf dem Gebiete der Entwickelungsmechanik gilt in hohem Maße das Wort:

»Incidit in scyllam, qui vult vitare charybdim.«

Die zu einfach mechanische und die metaphysische Auffassung repräsentiren die Scylla und die Charybdis, zwischen welchen dahin zu segeln in der That schwer und bis jetzt nur Wenigen gelungen ist; und es ist nicht zu leugnen, dass die Verführung zu letzterer Auffassung mit der Zunahme unserer Kenntnis zunächst erheblich zugenommen hat.

Die am wenigsten fruchtbare Art, Entwickelungsmechanik zu treiben, ist es aber wohl, jetzt am Anfange exakter bezüglicher Forschungen auf Grund des geringen Thatsachenmateriales sich bereits in ausgedehnten und zahlreichen Abhandlungen über die Leistungen unseres Erkenntnisvermögens auf diesem Gebiete sowie über den Antheil entgegengesetzter Gestaltungsprincipien an den Entwickelungsvorgängen zu ergehen.

Wohl war es zum Eindringen in die vorliegenden Probleme nöthig, die alten Gegensätze der Evolution und Epigenesis in vertiefter Weise zu begründen und sie aufs Neue aufzustellen, aber nicht behufs endloser theoretischer Erörterungen, sondern um als Unterlage für exakte Forschungen zu dienen[16]. Immerhin ist es noch als nützlich zu bezeichnen, dass danach versucht worden ist, für jede der möglichen Auffassungen das zu ihrer

Stütze geeignete Thatsachenmaterial zusammenzustellen. Fortgesetzte Diskussionen aber, sowie die vorzeitige Abgabe und Vertretung abschließender, einseitiger Urtheile über diese noch unbekannten Verhältnisse können die junge causale Richtung nur in ihrem Ansehen schädigen und ziehen außerdem die ohnehin noch spärlichen, ihr sich widmenden Kräfte von fruchtbarerer Thätigkeit ab.

## III. Verhalten der Entwickelungsmechanik zu den anderen biologischen Disciplinen.

Die bisherigen Richtungen der Biologie, die beschreibende Zoologie, Anatomie, Embryologie und Physiologie stellen die unerlässlichen Vorbedingungen der Entwickelungsmechanik dar; denn sie lehren uns die Thatsachen an Formen und Vorgängen, deren ursächliche Erklärung die Aufgabe der letzteren ist.

Auf Grund der »Formvergleichung« producieren aber Anatomie und Embryologie auch causale Erkenntnis, welche so weit geht, als die Vergleichung das Experiment zu ersetzen vermag.

Es sind oben die logischen Gründe dargelegt worden, aus denen sich ergiebt, dass dieser Ersatz kein vollkommener sein kann. Immerhin ermitteln sowohl die vergleichende Anatomie, wie die vergleichende Embryologie viele gestaltende Beziehungen unter den Theilen der Organismen, welchen, sofern sie auf genügend mannigfaltigem Beobachtungsmaterial beruhen, zur vollen Gewissheit nur noch der direkte Beweis durch das künstliche oder natürliche Experiment fehlt. So weit diese Disciplinen ursächliche Erkenntnis zu Tage fördern, so weit sind sie selber Entwickelungsmechanik; und da sie dies in ausgiebigem Maße thun und gethan haben, so stellen sie nur historisch von letzterer gesonderte Disciplinen dar.

Das Neue, was sich diesen ursächlichen Forschungen in letzter Zeit hinzugefügt hat und weiterhin hinzufügen soll, ist die Verwendung des analytischen Experimentes, sowie das Bestreben, alle causale Kenntnis zu sammeln und die causale Forschung als Selbst- und Hauptzweck aufzustellen.

Die phylogenetische und ontogenetische Entwickelungsmechanik empfangen somit außer ihren Aufgaben viele ursächliche Erkenntnis und noch mehr Fingerzeige zu solcher von diesen älteren Zweigen

der Biologie. Die Methoden, mit denen diese Erkenntnis gewonnen worden ist, sind auch weiterhin für die Entwickelungsmechanik unentbehrlich, da viele ursächlichen Probleme organischer Gestaltung der experimentellen Erforschung nur wenig zugänglich sind, und da außerdem die richtige Deutung der Versuchsergebnisse oft so große Schwierigkeiten darbietet, dass jede mögliche Hilfe von anderer Seite verwerthet werden muss.

Doch wird die Entwickelungsmechanik für das, was sie von diesen morphologischen Disciplinen fortwährend empfängt, ihnen mehr oder weniger Gegenleistungen bieten.

Sie wird dem deskriptiven Beobachter für manches bisher übersehene Formverhältnis das Auge öffnen, weniger gewürdigte Formen zu höherer Geltung bringen, manche von deskriptiver Seite aufgeworfene Frage, die durch die Beobachtung des normalen Geschehens allein nicht lösbar ist, aufklären und ursächliche Ableitungen dieser Wissenschaften sicherstellen oder berichtigen.

So wird z. B. die Lehre von den Zellumordnungen bei der embryonalen Gestaltung, welche jüngst von His[18]) erheblich erweitert worden ist, nur durch das Experiment in ihrer Richtigkeit erwiesen, in dem ihr zugesprochenen Wirkungsumfange geprüft und auf ihre Ursachen zurückgeführt werden können. Ebenso bedürfen die auf dem Wege der Vergleichung der verschiedenen Phasen der Zelltheilung abgeleiteten Vorstellungen über die nächste ursächliche Vermittelung dieser Vorgänge der direkten experimentellen Prüfung resp. Bestätigung und Weiterführung. Erst durch die causale Betrachtung kam Leben in die todten Ergebnisse der Corrosionsanatomie, indem die Gesetze der Blutgefäßverzweigungen erkannt wurden.

In hohem Maße wird auch die *vergleichende Anatomie* von der Entwickelungsmechanik Förderung erfahren können, besonders in dem Sinne der Weiterführung der von ihr behandelten Probleme. Da die vergleichende Anatomie den genetischen Zusammenhang, den Stammbaum der Organismen zu ermitteln sucht, ist sie ihrem Wesen nach selber eine causale Wissenschaft. Sie analysirt die Formen auf die beiden Komponenten der Variation und der Vererbung. Beide sind in der Art, wie sie von der vergleichenden Anatomie verwendet werden, zwar generelle Gestaltungsprincipien, aber erstens von noch viel höherer Mannigfaltigkeit als die oben beispielsweise aufgeführten komplexen Komponenten und zweitens von nicht gleichförmiger, d. h. von nicht stets derselben Wirkungsweise.

Die *Vererbung* ist ein beständiges, stets in gleicher Weise *wirkendes* Princip nur so weit, als sie nach Weismann u. A. auf Kontinuität und Variationen des *Keimplasma*, also auf *Assimilation* beruht. So weit daneben mit Vererbung somatogener, sog. erworbener Eigenschaften operirt wird, bezeichnet dasselbe Wort unzweifelhaft gänzlich anders vermittelte Wirkungsweisen.

Der Begriff der *Variation* (Anpassung) umfasst so viel verschiedenerlei Wirkungen, dass Haeckel eine ganze Reihe von »Gesetzen« für dieselben aufgestellt hat[19]. Beide aber, Vererbung und Anpassung, bedürfen dringend der ursächlichen Erklärung, d. h. der Analyse in ihre wirkungsbeständigen Komponenten; diese Analyse ist eine Aufgabe der Entwickelungsmechanik. Das Gleiche gilt von dem sogenannten »*biogenetischen Grundgesetz*« und von der *Cänogenesis*.

Die *Hypothesen der vergleichenden Anatomie*, welcher sie wie jede Wissenschaft bei ihrer Arbeit fortwährend bedarf, *tragen wesentlich entwickelungsmechanischen Charakter*.

Da diese Thatsache nicht genügend erkannt zu sein scheint, soll sie hier durch einige Beispiele begründet werden.

Gegenbaur stützt seine Zurückweisung der Homologisirung des Bauchmarkes mit dem Rückenmarke vorwiegend darauf[20], dass er die *Verschiedenheit in der* »*Lage*« beider Organe für viel wichtiger erklärt als die *Übereinstimmung* beider Organe in dem Verlauf durch die ganze Länge des Thieres, in der metameren Gliederung und Astabgabe und in dem Aufbau aus gleichen Formenelementen. Dieses Urtheil beruht auf der Annahme, dass in der Phylogenese ein Organ »*leichter*«, unabhängig von einem schon präexistirenden, mit dem es gleiche biologische Bestandtheile, wesentlich gleiche Ausdehnung, gleiche Gliederung und gleiche Funktion gemein hat, *neu angelegt* wird, als dass letzteres seine Lage erheblich ändert, nämlich von einer dorsalen zu einer ventralen Lagerung übergehe.

Diese Annahme ist, wie man sieht, eine rein entwickelungsmechanische und repräsentirt bei dem derzeitigen Stand der Entwickelungsmechanik gewiss eine kühne Hypothese; und obschon wir an ihrer Richtigkeit im vorliegenden Falle nicht zweifeln, so dürfte wohl Gegenbaur selber sie doch nicht als *allgemein* gültig vertreten, sondern sie eben bloß für Achsenorgane, die auf einmal um 180°, also auf die entgegengesetzte Seite verlagert werden müssten, gelten lassen.

Die von Aeby[21]) angenommene morphologische Ungleichwerthigkeit der Oberlappen beider menschlichen Lungen, die er daraus ableitet, dass der Bronchus des rechten Lappens eparteriell, der des linken hyparteriell verlaufe, und der zufolge der linken Lunge ein Äquivalent des rechten Oberlappens fehle, beruht auf der gleichfalls entwickelungsmechanischen Annahme, dass das Lageverhältnis des Luftweges zur Blutbahn wesentlich beständiger, d. h. weniger leicht zu variiren sei, als die Ausbildnng der Gestalt des diesen beiderlei Gefäßen zugehörigen Lungenabschnittes. Diese übrigens zweifelhafte Annahme wird durch die gleichfalls entwickelungsmechanische Thatsache gestützt, dass die Lunge nur wenig eigene äußere Gestalt hat, sondern ihre Gestalt vorzugsweise durch Anpassung an die Umgebung erhält.

Das von Wiedersheim als Ergebnis ausgedehnter vergleichender Untersuchungen aufgestellte fundamentale Gesetz[22]), »dass der Anstoß zur Entwickelung des Gliedmaßenskelettes der Vertebraten stets von der Peripherie ausgeht, und dass sich die centralen (Gürtel-) Theile erst sekundär unter dem formativen Einfluss der freien Gliedmaße entwickeln«, ist, wie man sieht, gleichfalls ein rein entwickelungsmechanisches und bedarf der weiteren entwickelungsmechanischen Begründnng und Analyse ebenso wie auch der von Fürbringer eingeführte wichtige Begriff der imitatorischen Homologie s. Parhomologie[23]).

Diese ohne Wahl herausgegriffenen Beispiele zeigen zugleich deutlich, wie die vergleichende Anatomie der Entwickelungsmechanik stetig neue Aufgaben stellt, indem sie sie mit neuen Wirkungen bekannt macht; wie aber auch andererseits die Entwickelungsmechanik, wenn sie sich der Lösung dieser Aufgaben widmet, die Fortsetzung und zugleich die Stütze der vergleichenden Anatomie wird.

So lange die vergleichende Anatomie bloß den Hauptgang der Entwickelung des Thierreiches feststellen wollte und die stetige Entwickelung nur durch die Klassen jedes Typus im Allgemeinen verfolgte, trat bei der Formvergleichung in fast allen Organsystemen wesentlich derselbe Gang fortschreitender Entwickelung unzweideutig hervor. Bei den folgenden Annäherungen höheren Grades jedoch, bei der Verfolgung der Entwickelung durch die Ordnungen, Familien Gattungen und Arten bis zum Individuum, zeigten sich so viel Inkongruenzen in dem Entwickelungsgang der Organsysteme und Organe, dass die vergleichende Anatomie genöthigt war, eine ganze Anzahl entwickelungsmechanischer Hypothesen zu Hilfe zu nehmen,

über deren Richtigkeit erst die experimentelle Prüfung volle Sicherheit gewähren kann.

Schon die fortwährend bei der phylogenetischen Verwerthung der vergleichenden Formbetrachtung nöthigen Werthurtheile über »wesentliche« und »unwesentliche« Übereinstimmungen oder Verschiedenheiten erweisen sich, bis ins Letzte verfolgt, stets als Urtheile von entwickelungsmechanischem Charakter.

Sofern die Entwickelungsmechanik vielleicht einige Zeit, zumal am Anfange, ihre eigenen Wege geht, so wird es erfreulich sein, wenn die vergleichenden Anatomen selber zum Experiment greifen, um die sie interessirenden Fragen so weit, als es in kurzer Zeit möglich ist, selber zur Entscheidung zu bringen, z. B. die fortwährend wiederkehrende Hauptfrage, was im realen, also nicht gestaltlichen, sondern im entwickelungsmechanischen Sinne »kleine«, »leichte« Variationen sind; ob etwa »leicht« (das heißt durch einen einfachen Eingriff, also auch durch ein entsprechendes zufälliges Geschehen) die Zahl von Organen vermehrt werden kann, so vielleicht durch passive Einfaltung eines Somiten, durch Spaltung eines Sprosses, oder durch linearen Druck auf denselben entgegen seiner Wachsthumsrichtung; ferner, im Falle des Gelingens, ob so gebildete neue Organe gleich die volle Differenzirung der früheren erreichen; ferner ob umgekehrt »leicht« eine Verminderung der Zahl der Organe etwa durch Hemmung einer normalen Einfaltung oder Abschnürung, durch Zusammenpressen und so bewirkte Concrescenz möglich ist; ob dabei je nach den früheren oder späteren Entwickelungsstadien, in der solche Einwirkung stattfindet, die vereinigten Theile gleich ganz einfach werden können oder noch Spuren der Verdoppelung an sich tragen etc.

Freilich wären das noch keine erblichen Änderungen; wesshalb die ev. Ergebnisse dieser Versuche nur zur Deutung von individuellen Variationen in der Hinsicht, ob sie »Rückschläge« oder »Missbildung« darstellen, verwendbar wären. Wichtiger wäre daher z. B. zu ermitteln, wie weit nach künstlichen lokalen Änderungen im Embryo Änderung anderer Organe, mögen sie in funktionellen Correlationen zu ersteren stehen oder nicht, eintreten, da bei einer gleichen primären aber erblichen Änderung dann auch die sekundären Änderungen »erblich« ausgebildet würden. Ferner kann z. B. durch Aufziehen von Thieren, welche ohne vordere Extremitäten geboren oder derselben beraubt worden sind, ermittelt werden, wie weit

solche von Jugend auf zu einer ihrer Species fremden Lokomotionsweise, zum Hüpfen genöthigte Thiere, sogleich durch direkte Anpassung dazu besonders geeignete Proportionen in der Länge der Skelettheile und in der Größe der Hebelarme der Muskeln auszubilden vermögen, und ob sie somit LAMARCK's Theorie in dieser Hinsicht bestätigen oder widerlegen.

CARL GEGENBAUR hat in der Einleitung zu seinem »morphologischen Jahrbuch« die erkenntnisvollen Worte gesprochen:

> »Wohl wird die Zeit kommen, da auch für die Morphologie das Wandelbare der Ziele und damit auch des Strebens sich erweist und da andere Probleme und andere Methoden an die Stelle der gegenwärtigen treten werden.«

Dieses neue Ziel ist das der Entwickelungsmechanik: die Erforschung der Gestaltungsursachen der Organismen.

Doch wird es lange dauern, bis es »an die Stelle« des Zieles der »Morphologie im Sinne der vergleichenden Anatomen« tritt; dies wird erst dann geschehen, wenn diese Disciplin das Maß der ihr möglichen Vollkommenheit erreicht hat. In letzter Instanz verfolgen beide Richtungen dasselbe Ziel, und gerade durch *gemeinsame Arbeit* wird die Näherung gegen dasselbe am meisten gefördert werden.

Auch zur **Physiologie** haben wir Stellung zu nehmen. Diese Wissenschaft umfasst in ihrem vollen Sinne *alle Leistungen* des Lebens. Von dieser Wissenschaft stellt die Entwickelungsmechanik einen integrirenden und zwar, nach ihrer Ausbildung, den größten und wesentlichsten Theil dar. Neben der menschlichen und thierischen Physiologie aber, wie sie gegenwärtig im Drange der nächsten Fragen von ihren Vertretern fast ausschließlich gepflegt wird, d. h. neben der Lehre bloß von den Erhaltungsfunktionen der bereits vorhandenen Theile, ja, bei dem üblichen Ausschluss auch der *gestaltlichen* Erhaltungsfunktionen, neben der dann noch übrig bleibenden »*Lehre vom bloßen Betrieb der Lebens-Maschine*«, wobei die schwierigst zu verstehenden Funktionen, die des Bildens, des Gestaltens und der Erhaltung des Gestalteten unberücksichtigt und unerforscht bleiben, stellt die Lehre von den Ursachen dieses Gestaltens einen wesentlich selbständigen Zweig dar.

Da indess die Vollziehung der Funktion, selbst an bereits ausgebildeten Organen, in Folge des Vermögens der »*funktionellen Anpassung*« an längere Zeit über das gewöhnliche Mittel gesteigerte oder unter dasselbe herabgesetzte Funktionsgrößen, eine *gestaltende*

Wirkung ausübt, so ist auch diese bloße Maschinenbetriebslehre für die Entwickelungsmechanik von Bedeutung; und manche ihrer Forschungsergebnisse können letzterer von Nutzen sein; so dass wir auch mit ihr in enger Fühlung zu bleiben haben. Ebenso groß oder größer wird aber wohl der Nutzen sein, den später diese Physiologie von der Einsicht in die Ursachen des Bildens und Erhaltens der Form haben wird.

Da im Pflanzenleben die Getaltungsfunktionen, in Folge des Fehlens des Nerven- und Muskelsystems und der Sinnesorgane, weit über die Betriebsfunktionen überwiegen, und da außerdem die Pflanzen dem Experiment viel leichter zugänglich sind als die thierischen Organismen, so ist die *Pflanzenphysiologie* vor der jetzigen Einseitigkeit der Thierphysiologie bewahrt geblieben; sie ist, Dank den Forschungen eines Jul. von Sachs, Wiesner, Pfeffer, Strasburger, Berthold, de Vries, Voechting, Klebs u. A., zum großen Theile bereits Entwickelungsmechanik im vollen Sinne des Wortes und der thierischen Entwickelungsmechanik weit vorausgeeilt.

Die ursächliche Richtung der Phytomorphologie wurde noch dadurch erheblich gefördert, dass die Gestaltung der an den Ort gebundenen und daher äußeren Einwirkungen viel mehr und zum Theil in konstanten Richtungen ausgesetzten Pflanzen selbst in ihren typischen Gestaltungen in hohem Maße von »äußeren« Faktoren beeinflusst wird; während die »typische« Gestaltung der der aktiven Lokomotion fähigen Thiere von äußeren gestaltenden Einwirkungen in hohem Maße unabhängig ist und, von einigen Gestaltungen der Oberflächentheile abgesehen, Selbstdifferenzirung darstellt. Die inneren Faktoren sind aber viel schwerer zu erkennen als die äußeren und die Reaktionen auf dieselben.

Bei festsitzenden Thieren sind neuerdings von J. Loeb[24]) ähnlich wie bei den Pflanzen, Differenzirung auslösende Wirkungen der Schwerkraft auf den Organismus entdeckt worden, indem z. B. ein Stück eines Hydroidpolypen an dem künstlich nach unten gewendeten Ende Wurzeln, am oberen Ende Sprosse bildet. Man muss sich aber hüten, wie es bereits geschehen ist, ein solches Vorkommnis, unter Verkennung des in der festsitzenden Lebensweise liegenden ursächlichen Momentes auf alle Thiere auszudehnen und für alle Thiere der Schwerkraft eine differenzirende Wirkung zuzuschreiben, um so mehr, da bereits einwandfreie Experimente für andere Thiere das Gegentheil dargethan haben.

Von besonders großer Bedentung für die Entwickelungsmechanik sind weiterhin viele Ergebnisse der **pathologischen Wissenschaften.**

Von den Fällen abgesehen, in denen dnrch eine plötzliche Aufhebnng oder Störnng von Funktionen, welche zur Erhaltung des Maschinenbetriebes nöthig sind, ein rascher Tod herbeigeführt wird, sehen wir an jede irgend wie veranlasste primäre Störung sekundäre Veränderungen sich anschließen, die, selbst wenn sie Anfangs bloß fnnktionelle waren, doch allmählich auch zu gestaltlichen Änderungen führen.

Diese sekundären gestaltlichen Veränderungen bekunden uns somit gestaltliche Wechselbeziehungen, gestaltende Wirkungsweisen der Theile auf einander, deren Kenntnis für unsere Zwecke unerlässlich ist.

Doch ist auch hier, wie bei der Wirkung des Experimentes, zunächst zu ermitteln, ob diese pathologischen gestaltenden Wirkungsweisen überhaupt einen Schluss auf normale Wirkungen gestatten; oder ob etwa unter abnormen Verhältnissen auch abnorme Reaktionsweisen auftreten, also Vorgänge stattfinden, welche bei normalem Geschehen überhaupt nicht vorkommen.

Als Summe der pathologischen Erfahrungen an den höheren Wirbelthieren hat sich jedoch ergeben, dass die Pathologie wesentlich die Lehre von an sich normalem Geschehen ist, welches aber am falschen Ort, zur unrechten Zeit oder in unrichtiger Größe oder Richtung stattfindet, indem alle pathologischen Vorgänge, einige Arten des Absterbens (wie amyloide und wachsartige Degeneration) ausgenommen, auch schon beim mormalen Geschehen vorkommen.

Es kommen also in pathologischen Verhältnissen bei diesen Thieren der normalen Entwickelung und Erhaltung fremde, qualitativ neue, erhaltende oder gar produktiv gestaltende Wirkungsweisen nicht vor; und die Pathologie hat daher bei sekundären Veränderungen bloß die Anwendung zu erforschen, die der Organismus von seinen normalen Gestaltungsweisen oder Reaktionsweisen, bei oder nach Störungen der normalen Verhältnisse macht.

Dieses Ergebnis der Pathologie hat natürlich auch bei künstlichen Experimenten Geltung. Wir dürfen daher aus den nach experimentellen oder pathologischen Änderungen stattfindenden Reaktionen auf auch unter normalen Verhältnissen vorkommende Wirkungsweisen schließen, die aber normaler Weise in anderer Intensität und eventuell zu anderer Zeit sich bethätigen.

So weit dagegen Regeneration zerstörter Theile stattfindet, treten die Mechanismen der indirekten Entwickelung in Thätigkeit, auf welche oben schon hingewiesen wurde.

Die uns hier angehenden, der primären Störung folgenden »sekundären Veränderungen« anderer Theile sind entweder auch Störungen; dann bekunden sie, dass der primär gestörte Theil für die Erhaltung resp. Entwickelung des sekundär veränderten Theiles nöthig, also irgendwie an derselben, sei es direkt oder indirekt betheiligt ist, somit eine »trophische« Funktion auf ihn ausübt.

Solches folgt z. B. aus der sekundären Atrophie der sensiblen und motorischen Kerne des Gehirns und Rückenmarks, deren zugehörige periphere Endorgane bald nach der Geburt des Individuums entfernt wurden, ferner umgekehrt aus der Aplasie der Muskeln nach Zerstörung der motorischen Ganglienzellen der Vorderhörner bei spinaler Kinderlähmung, aus der Degeneration des Nerven nach Abtrennung von seiner Ganglienzelle etc.

Auf noch räthselhaftere Zusammenhänge weisen hin: die Störung in der Entwickelung des Gehirns bei angeborenem Defekt beider Nebennieren, die Entstehung von Kretinismus und Myxödem nach vollständiger Exstirpation der Schilddrüse, das Ausbleiben der Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere, wie des weiblichen Habitus, der weiblichen Brustdrüse, des männlichen Habitus, des Bartes, der männlichen Stimme nach Exstirpation der Geschlechtsdrüsen, ferner die halbseitige Gesichtsatrophie, symmetrische Gangrän der Finger und Zehen etc.

In einer wichtigen Reihe anderer Fälle tritt nach der primären Störung oder Zerstörung eines Theiles kompensatorische Hypertrophie anderer, gleichartiger Theile ein, welche die Funktion der gestörten Theile übernehmen. Auf solchen Leistungen der funktionellen Anpassung beruht, bei den geringen Leistungen der Regeneration des Menschen, vorzugsweise der so überaus wichtige, erst neuerdings von Nothnagel[25]) eingehender und im Zusammenhang bearbeitete Ausgleich der Störungen nach pathologischen Veränderungen beim Menschen.

Ihnen stehen gegenüber die räthselvollen kompensatorischen Hypertrophieen nicht fungirender Organe, z. B. der Milchdrüsen jugendlicher Thiere.

Außer solchen trophischen und funktionellen Correlationen bekunden sich in den pathologischen Vorgängen noch mannigfache

andere gestaltenden Correlationen. Auf ein mechanisches Gleichgewicht der Theile unter normalen Verhältnissen weisen hin Störungen wie die Auswärtsbiegung der Zähne bei abnorm großer Zunge, das Dreikantigwerden der vorher rundlichen Tibia mit der Ausbildung der Unterschenkelmuskeln und das Wieder-Rundwerden nach Atrophie der Muskeln bei spinaler Kinderlähmung, die Hypertrophie des interstitiellen Bindegewebes bei Atrophie der specifischen Gewebstheile der Organe, die Überwucherung des Plattenepithels der äußeren Körperoberfläche in die normaler Weise mit anderem Epithel ausgekleideten angrenzenden Hohlräume der Nase, Brustdrüse, Harnröhre, Harnblase, oder des Scheidenepithels in den Uterus.

Ihnen reihen sich an gestaltende Reaktionen auf bekannte äußere, d. h. von außen von den betreffenden Theilen her erfolgende Einwirkungen: Bildung von Knochen in mechanisch insultirtem Bindegewebe (Reit- und Exercierknochen), gelegentliche progressive Knochenbildung wie Leontiasis ossea nach einmaliger Verletzung, ferner Riesenzellenbildung um todte oder absterbende Theile (um Fremdkörper, um nicht mehr ernährte oder entlastete Knochen), Bildung von Schleimbeuteln zwischen öfter gedrückter und verschobener Haut und ihr abnorm dicht anliegenden Knochentheilen, Bildung der Placenta materna an beliebigen Stellen des Bauchfelles bei Extra-uterin-Schwangerschaft, die Bildung neuer Kapillaren von den bestehenden aus bei gesteigertem Nahrungsverbrauche, selbst wenn der Verbrauch durch einen der Gegend »fremden« Körper (metastatischer Tumor) geschieht, nebst der dazu gehörigen Vergrößerung der Zu- und Abfuhrgefäße etc.

Die Thatsache, dass eingepflanzte Hauttheile, wie künstliche Nasen, allmählich an die Empfindungsbahnen angeschlossen werden, weist darauf hin, dass die Empfindungsnerven so lange überallhin sprossen, bis Alles, sei es bloß von einem oder, wie normal, von zwei Stämmen aus mit Empfindungsnerven versehen ist; dies bekundet zugleich eine eigenthümliche »Fühlung« der mit Empfindungsnerven versehenen Theile unter einander oder mit den Empfindungsnerven der Nachbartheile.

Nicht durch Verband ruhig gestellte und daher gegen einander bewegte Enden gebrochener Knochen bilden allmählich mit ihren Enden und dem anliegenden Bindegewebe ein Gelenk aus. Da die normalen Gelenke ohne solche Bewegung angelegt und gebildet werden, so entspricht diese Pseudoarthrosenbildung von dem normalen

Geschehen nur der Weiterbildung der angelegten Gelenke, der Anpassung derselben an den individuellen Gebrauch.

Besondere Lebenseigenschaften bekunden ferner z. B. die Hypertrophieen des Bindegewebes und jugendlicher Epiphysenknorpel resp. Knochen bei Stauungshyperämie, während im Gegensatz dazu die specifisch fungirenden Theile der Drüsen, Muskeln, des Centralnervensystems durch solche Hyperämie geschädigt werden; weiterhin die Neigung gleichbeschaffener Theile mit einander zu verwachsen, z. B. bei Synophthalmie etc.; manche Autoren werden auch geneigt sein die Bildung und Erhaltung von Knochen an (aber nur scheinbar) vor Druck geschützten »entlasteten« Stellen, wie in der Arachnoidea, Dura mater, in atrophischen Augäpfeln hierher zu rechnen.

Die Fähigkeit der Selbsterhaltung resp. Selbstdifferenzirung von Theilen bekundet die Entwickelung abgelöster und in der Blutbahn irgend wohin verschleppter kleinster Geschwulsttheile zu sekundären Geschwülsten gleichen morphologischen Charakters mit dem der primären Geschwülste, die Entwickelung versprengter Massen grauer Hirnsubstanz, die Erhaltung der normalen Beschaffenheit des Baues nach außen vom Auge abgeschnürter Theile der Netzhaut, die Bildung von Haaren und Zähnen in Dermoidkystomen, die Teratome, die Einheilung transplantirter Haut, Knochen, Augäpfel etc.

Diesen Beispielen von wichtigen entwickelungsmechanischen Ergebnissen der pathologischen Forschungen wären noch weitere beizufügen, die aus der Untersuchung von Missbildungen und geringeren, als Varietäten bezeichneten Abweichungen von der Norm gewonnen worden sind.

Abgesehen von den Varietäten, die auch dem Studium der Anatomen zugänglich sind, kommen vorzugsweise den pathologischen Anatomen und Klinikern solche »Naturexperimente« in großer Zahl in die Hände.

Es wäre daher sehr verdienstlich und für die Entwickelungsmechanik äußerst förderlich, wenn diese Forscher noch mehr als bisher schon bei allen geeigneten Vorkommnissen sich erinnern wollten, wie wichtig dieselben für die Ermittelung der »normalen« Gestaltungsursachen sind, und wenn sie sich daher bemühten, alle ihnen sich bekundenden Arten von gestaltenden Wirkungsweisen zu sammeln, sowie Genaueres über die Größen- und zeitlichen Verhältnisse, über die Art ihrer

Wirkung wie über die Vermittelung derselben und schließlich über ihre weiteren Ursachen zu erforschen.

Anzufangen wäre dabei wohl damit, dass man sich bestrebt, jedes solche Geschehen als »Wirkungsweise« genau zu formuliren. Bei diesem Versuche tritt sofort hervor, wie ungenügend unsere jetzigen Kenntnisse sind; und es ergiebt sich von selbst die Nothwendigkeit, letztere zu vervollständigen.

Dem gleichen Zwecke können auch viele Erfahrungen dienen, welche die Pathologen gelegentlich ihrer zu anderen Zwecken angestellten Experimente nebenbei machen. So muss z. B. bei Versuchen über die Wirkung des Hungers, lang anhaltenden Fiebers, chronischer Vergiftungen oder jeder anderen chronischen Schädlichkeit, wie Lähmungen etc. stets eine, von den Pathologen bisher nicht beachtete, nützliche Ausmerzung von Zellen stattfinden, eine Ausmerzung, deren Größe und Ausdehnung jedoch von der noch unbekannten Größe der qualitativen Variationen unter den gleichartigen Zellen desselben Organs abhängig ist. Unter solchen Einwirkungen müssen ceteris paribus diejenigen Zellen, welche zufällig weniger widerstandsfähig gegen die Noxa sind, zuerst absterben; und in Folge dessen wird, nach dem Ersatz derselben durch die Nachkommen der qualitativ widerstandsfähigeren Zellen, der ganze Organismus, resp. bei lokalisirten Affektionen das betheiligte Organ, widerstandsfähiger gegen diese Schädlichkeit geworden sein (was nicht ausschließt, dass in besonderen Fällen gleichzeitig durch andere Momente die Widerstandsfähigkeit herabgesetzt wird). Durch Hunger z. B. wird der Organismus zu einer Sparmaschine umgezüchtet werden, weil die viel Nahrung benöthigenden Zellen zuerst verhungern werden. Solche innere Auslese muss auch schon bei den Variationen der Ernährung und Thätigkeit des normalen Lebens aber in erheblich geringerem, also schwerer feststellbarem Maße vorkommen; wesshalb es wünschenswerth ist, dass dieselbe zuerst in den gröberen pathologischen Fällen ermittelt werde.

Da weiterhin die Pathologen als Vertreter der Lehre von größtentheils normalem Geschehen unter abnormen Verhältnissen ebenfalls ein wesentliches Interesse daran haben, die normalen Gestaltungsweisen kennen zu lernen, so wird es wohl später noch mehr als bisher geschehen, dass diese Forscher auch direkt Experimente zur Ermittelung und Analyse der normalen Gestaltungsweisen anstellen, wie es z. B. die Chirurgen schon bezüglich der bei der Knochenbildung betheiligten Wirkungsweisen mit Erfolg gethan haben.

Das Archiv für Entwickelungsmechanik wird jeden solchen Beitrag von klinischer oder pathologisch anatomischer Seite dankbar willkommen heißen.

Der Nutzen, welcher zunächst der Entwickelungsmechanik aus diesen Beiträgen erwachsen wird, wird neben den rein pathologischen auch den klinischen Disciplinen wieder zu Gute kommen, wenn erst die gestaltenden und erhaltenden Wirkungsweisen und deren ursächliche Vermittelungen in erheblichem Maße erkannt sein werden. Denn damit wird auch ein tieferer Einblick in die krankhaften Veränderungen und zugleich die Grundlage für eine im wahren Sinne des Wortes wissenschaftliche, auf wirklichem Verständnis beruhende Heilkunde gewonnen sein.

Wie die Entwickelungsmechanik sich aller Methoden, welche ursächliche Erkenntnis gewähren, und aller biologischen Disciplinen für ihre Zwecke bedient, so umfasst auch ihr Forschungsgebiet alle Lebewesen von den niedersten Protisten bis zu den höchsten thierischen und pflanzlichen Organismen.

Demgemäß wird dieses Archiv ursächliche Abhandlungen aus allen biologischen Disciplinen aufnehmen. Da dasselbe jedoch nicht beabsichtigt, den Fachzeitschriften dieser anderen Richtungen auf ihrem speciellen Gebiete Konkurrenz zu machen, so werden bloß solche Arbeiten dieser Richtungen aufzunehmen sein, welche direkt ein causales Ziel verfolgen und diesem Zwecke entsprechend ihr Forschungsmaterial gesammelt und bearbeitet haben.

Deskriptive Arbeiten dagegen, welchen bloß gelegentlich einige causale Vermuthungen, sei es auch in Form apodiktischer Behauptungen, eingefügt sind, ohne dass versucht wird, durch Vergleichung von entsprechend verschiedenen Thatsachen diese Annahmen zu stützen, fallen daher nicht in den Rahmen dieses Archives. Doch ist es zu empfehlen, dass die bezüglichen Autoren, sofern ihnen daran liegt, ihre causalen Äußerungen nicht verloren gehen zu lassen, dem Herausgeber solche Arbeiten nach Hervorhebung der bezüglichen Stellen durch Anstreichen zusenden, so dass gelegentlich, etwa in einem Essay, auf sie verwiesen werden kann.

Vergleichend anatomische Abhandlungen, welche die Gestalten der behandelten Objekte ausschließlich auf die Faktoren der Variation und Vererbung zurückführen, ohne nach der weiteren Analyse

dieser »unbeständigen« komplexen Komponenten zu streben, liegen gleichfalls außerhalb des Gebietes unseres Archives, da diese erstere Analyse ebenso wie der Nachweis der Abstammung das eigenste Forschungsgebiet der vergleichenden Anatomie darstellt.

Es ist sehr wünschenswerth, dass am Schlusse jeder Abhandlung, die in diesem Archive erscheint, die causalen Ergebnisse derselben in präciser Fassung zusammengestellt werden. Wenn eine solche Fassung gegenwärtig auch zumeist nur provisorischen Wert haben wird, so ist sie doch von großem Nutzen sowohl für den Autor, der sich genöthigt sieht, seine Ansichten bis zu der für eine kurze Fassung nöthigen Klarheit durchzubilden, wie für die Leser, die das Resultat in bestimmter Form vor sich sehen, und für den nachfolgenden Forscher, der dadurch einen scharf gekennzeichneten Ausgangspunkt erhält und eventuell das Abweichende seiner Auffassung leichter darthun kann.

Es ist ein alter Erfahrungssatz, dass erst im Widerstreit der Meinungen die Wahrheit geboren wird. Wenn dieser Satz sich schon bei den deskriptiven Wissenschaften bewahrheitet hat; um wie viel mehr wird er für eine Wissenschaft von den Ursachen Geltung haben?

Um der Wahrheit möglichst zu dienen, wird das Archiv daher den verschiedensten Auffassungen Raum geben, sofern sie sachlich gestützt auftreten.

Aber eine Beschränkung ist in den zu erwartenden Kämpfen der Meinungen zu wünschen; und es wird ein Bestreben des Herausgebers sein, sie in diesem Archive zu erreichen: die Einhaltung eines achtungsvollen Tones auch gegenüber den Vertretern von der eigenen Meinung abweichender Auffassungen. Die Ermittelung der Wahrheit, welche unser Aller gemeinsames Ziel ist, wird durch den Ausdruck persönlicher Empfindungen nicht gefördert, sondern eher erschwert. Sachlichen Behandlungen von Differenzen, sowie Bemerkungen zur Wahrung des geistigen Eigenthums wird dagegen stets der zur Aufklärung nöthige Raum vergönnt werden.

Um so lebhafter der Kampf um die Wahrheit zwischen verschiedenen Auffassungen geführt werden wird, um so rascher wird im Allgemeinen die Näherung gegen das hohe und ferne Ziel unseres Strebens sein.

Die specifischen Vorgänge des Lebens sind an die Gestaltung und Struktur seiner Substrate gebunden. Daher wird die Entwickelungsmechanik als die Lehre von den Ursachen dieser

Gestaltungen dereinst die gemeinsame Grundlage aller anderen biologischen Disciplinen abgeben und, in steter Symbiose mit ihnen, einen hervorragenden Antheil an der Lösung der Probleme des Lebens nehmen.

Die gegenwärtigen Ansichten über die Entwickelungsmechanik sind noch sehr getheilt. Während manche Biologen in diesen Bestrebungen nicht viel mehr als die Liebhaberei einiger Autoren sehen, und Andere der Meinung sind, dass ein so »kleines Gebiet« kein besonderes Publikationsorgan beanspruchen und erhalten könne, bricht sich andererseits doch auch schon die Überzeugung Bahn, dass die Entwickelungsmechanik eine alle anderen biologischen Disciplinen interessirende Wissenschaft werden wird.

Letzteres bekundet in erfreulicher Weise bereits das Verzeichnis der Mitarbeiter an diesem Archiv, in welchem alle großen Richtungen der Biologie vertreten sind. Außerdem haben zahlreiche andere bedeutende Forscher ihr Interesse und ihr Wohlwollen für die neue Richtung und ihr Organ ausgesprochen. Allen diesen Herren sei an dieser Stelle nochmals gedankt.

---

Folgende Herren waren so gütig, dem Archiv für Entwickelungsmechanik ihre Unterstützung zuzusagen:

Professor Harrison Allen, Philadelphia.
Dr. Amelung, Würzburg.
Professor G. Anton, Graz.
Professor D. Barfurth, Jurjew (Dorpat).
Professor Ed. van Beneden, Liège.
Privatdocent Dr. Beneke, Göttingen.
Professor Ed. Béraneck, Neuchâtel.
Professor Dr. R. S. Bergh, Kopenhagen.
Professor G. Berthold, Göttingen.
Professor Dr. Birnbacher, Graz.
Professor Henri Blanc, Lausanne.
Professor G. Born, Breslau.
Professor Dr. Borysiekiewicz, Graz.
Privatdocent Dr. F. Braem, Breslau.
Prosektor Dr. G. Broesike, Berlin.
Privatdocent Dr. O. Bürger, Göttingen.
Geheimrath Professor O. Bütschli, Heidelberg.

Professor W. Czermak, Innsbruck.
Professor C. B. Davenport, Cambridge, U. S. A.
Dr. Friedrich Dreyer, Kiel.
Dr. Hans Driesch, Zürich.
Hofrath Professor von Ebner, Wien.
Dr. L. Edinger, Frankfurt a. M.
Professor Ehrendorfer, Innsbruck.
Professor Carlo Emery, Bologna.
Professor Th. W. Engelmann, Utrecht.
Professor Eppinger, Graz.
Professor Leo Errera, Brüssel.
Professor O. Eversbusch, Erlangen.
Professor M. von Frey, Leipzig.
Privatdocent Dr. E. Gaupp, Breslau.
Professor Leo Gerlach, Erlangen.
Professor L. von Graff, Graz.
Privatdocent Dr. E. Grawitz, Berlin.
Professor P. Grawitz, Greifswald.
Professor A. Gruber, Freiburg i. B.
Professor G. Guldberg, Christiania.
Dr. W. Haacke, Darmstadt.
Professor G. Haberlandt, Graz.
Privatdocent Dr. Val. Haecker, Freiburg i. B.
Privatdocent Dr. Arth. Hanau, Zürich.
Geheimrath Professor C. Hasse, Breslau.
Privatdocent Dr. Rudolf Haug, München.
Dr. Carl Hauptmann, Schreiberhau i. Schlesien.
Privatdocent Dr. Martin Heidenhain, Würzburg.
Professor Karl Heider, Berlin.
Professor E. Heinricher, Innsbruck.
Professor Wilh. Henke, Tübingen.
Dr. Curt Herbst, Zürich.
Professor Richard Hertwig, München.
Dr. J. Hjort, Christiania.
Privatdocent Dr. Bruno Hofer, München.
Privatdocent Dr. A. Hoffa, Würzburg.
Hofrath E. von Hofmann, Wien.
Dr. Hoyer, Straßburg i. E.
Professor A. A. W. Hubrecht, Utrecht.
Privatdocent Dr. Ipsen, Graz.

Professor C. Ishikawa, Tokyo.
Professor O. Israel, Berlin.
Professor Charles Julin, Liège.
Privatdocent Dr. E. Kaufmann, Breslau.
Professor F. Keibel, Freiburg.
Professor L. Kerschner, Innsbruck.
Professor W. Kochs, Bonn.
Geheimrath von Koelliker, Würzburg.
Professor E. Korschelt, Marburg.
Professor J. Kratter, Graz.
Geheimrath Professor Landois, Greifswald.
Professor O. Langendorff, Rostock.
Professor von Lendenfeld, Czernowitz.
Professor Jacques Loeb, Chicago.
Professor E. L. Mark, Cambridge, U. S. A.
Professor Sigm. Mayer, Prag.
Privatdocent Dr. Mehnert, Straßburg i. E.
Professor V. von Mihalkovics, Budapest.
Professor P. Mitrophanow, Warschau.
Privatdocent Dr. K. von Monakow, Zürich.
Professor Th. Morgan, Bryn Mawr, U. S. A.
Professor A. Nagel, Tübingen.
Professor Nicoladoni, Innsbruck.
Hofrath Nothnagel, Wien.
Professor M. Nussbaum, Bonn.
Kustos Dr. Georg Pfeffer, Hamburg.
Hofrath Professor W. Preyer, Berlin.
Privatdocent Dr. Reichel, Würzburg.
Privatdocent Dr. Friedr. Reinke, Rostock.
Professor H. Ribbert, Zürich.
Hofrath Professor B. Riedel, Jena.
Geheimrath J. von Sachs, Würzburg.
Professor S. Schenk, Wien.
Professor O. Schultze, Würzburg.
Professor M. Schüller, Berlin.
Privatdocent Dr. O. Seeliger, Berlin.
Professor Siegenbeek van Heukelom, Leiden.
Professor B. Solger, Greifswald.
Privatdocent Dr. Rob. Sommer, Würzburg.
Professor Graf Spee, Kiel.

Kustos Dr. GUST. TORNIER, Berlin.
Professor H. UNVERRICHT, Magdeburg.
Professor FR. VEJDOVSKÝ, Prag.
Professor L. VIALLETON, Lyon.
Privatdocent Dr. FRANZ VON WAGNER, Straßburg.
Geheimrath Professor WALDEYER, Berlin.
Geheimrath Professor A. WEISMANN, Freiburg i. B.
Professor C. O. WHITMAN, Chicago.
Hofrath Professor R. WIEDERSHEIM, Freiburg i. B.
Professor JULIUS WOLFF, Berlin.
Dr. O. ZACHARIAS, Plön.
Professor R. ZANDER, Königsberg.
Professor HEINR. ERNST ZIEGLER, Freiburg i. B.
Professor TH. ZIEHEN, Jena.
Privatdocent Dr. A. ZIMMERMANN, Tübingen.

Innsbruck, August 1894.

**Wilhelm Roux.**

## Litteraturverzeichnis.


1) Genaueres siehe: ROUX, WILH., Beitrag I zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biologie, Bd. XXI, München 1885. Separatabdruck pag. 6.
2) Derselbe, Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik, in MERKEL u. BONNET, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. II, 1892, pag. 434.
3) Derselbe, Über den Cytotropismus der Furchungszellen des braunen Frosches. Siehe den folgenden Artikel dieses Archives.
4) Siehe Nr. 2, pag. 434.
5) Derselbe, Über richtende und qualitative Wechselbeziehungen zwischen Zellleib und Zellkern. Zoolog. Anzeiger 1893, Nr. 432.
6) Derselbe, Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881.
7) Siehe Nr. 2, pag. 435.
8) v. SACHS, JUL., Physiologische Notizen. Nr. VIII. Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora oder allg. Bot. Zeitung 1894, Heft 3.
9) Siehe Nr. 1, pag. 108.
10) BALFOUR, FRANCIS M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von B. VETTER. 1880, Bd. I, pag. 98 u. 104.
11) Siehe Nr. 1, pag. 14.
12) ROUX, W., Die Methoden zur Erzeugung halber Froschembryonen und zum Nachweis der Beziehung der ersten Furchungsebenen des Froscheies zur Medianebene des Embryo. Anatom. Anzeiger 1894, Bd. IX, Heft 8, pag. 279.

13) Roux, W., Über das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft zu Wien 1892, pag. 57.
14) Vergleiche Dreyer, Friedr., Ziele und Wege biologischer Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik. Jena 1892, pag. 83.
15) v. Baer, Carl Ernst, Über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Theil I, pag. 22, 1828.
16) Siehe Nr. 1, pag. 6.
17) Roux, W., Über die Specifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biolog. Centralblatt Bd. XIII, 1893, pag. 657 u. f.
18) His, Wilh., Über mechanische Grundvorgänge thierischer Formenbildung. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abthg., 1894.
19) Haeckel, Ernst, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. II, pag. 193 u. f. Berlin 1866.
Derselbe, Natürliche Schöpfungsgeschichte, 8. Aufl. Berlin 1889, pag. 212.
20) Gegenbaur, Carl, Morphologisches Jahrbuch, 1876, Bd. I, pag. 6.
21) Aeby, Chr., Der Bronchialbaum des Menschen und der Säugethiere, Leipzig 1880.
22) Wiedersheim, Rob., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893, pag. 153.
23) Fürbringer, Max, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II. Allgemeiner Theil. Amsterdam 1888.
24) Loeb, Jacques, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I. Heteromorphosis. Würzburg 1891.
25) Nothnagel, H., Die Anpassung des Organismus bei pathologischen Veränderungen. Wiener medic. Blätter, 1894, Nr. 14. Vortrag, gehalten auf dem internationalen medicinischen Kongress zu Rom.

# Über den »Cytotropismus« der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca)[1].

Von

**Wilhelm Roux.**

Hierzu Tafel I—III und 3 Textfiguren.

Im Frühjahre des Jahres 1893 habe ich an isolirten Furchnngszellen der Morula nnd Blastula von Rana fnsca einige fundamentale Vorgänge beobachtet und in drei kleinen Mittheilungen kurz berichtet[2]).

Die Ergebnisse dieser ersten Untersuchungen wurden dann einige Wochen später an Eiern von Rana esculenta, so weit es die größere Empfindlichkeit dieser Eier zuließ, geprüft, und dasselbe geschah im Frühjahre dieses Jahres aufs Neue an Eiern des braunen Frosches. Doch kann bei der immer nur kurzen Dauer der Laichperiode an sich und bei dem Umstande, dass die Erscheinnng des entdeckten »Cytotropismns« der durch die Isolation geschädigten Zellen nur am Anfange der Laichperiode stark ausgeprägt zu beobachten war, nnd dass viele Fehlerquellen vorhanden waren, deren Erkennung und Beseitigung oder Minderung erst nach und nach gelang, von einem Abschluss der bezüglichen Untersuchungen noch keine Rede sein. Ich habe mich vielmehr in diesem Frühjahre begnügt, die Hauptthatsachen durch erneute Beobachtung bei Anwendnng noch besserer Cautelen möglichst sicherznstellen. Eine große Anzahl neuer wichtiger Fragen wird erst durch weitere,

[1]) Nr. VIII der fortlaufenden, in verschiedene Zeitschriften vertheilten Serie von des Verfassers »Beiträgen zur Entwickelungsmechanik des Embryo«.

[2]) W. Roux, Über die Selbstordnung der Furchungszellen. Ber. d. naturwiss. medic. Vereins zu Innsbruck, Ausgabe vom 27. März, 1. u. 12. April 1893.

mehrjährige Untersuchungen, an denen sich hoffentlich auch andere Autoren betheiligen werden, zu entscheiden sein.

Der leichteren Übersicht wegen ordne ich im Folgenden die Ergebnisse dieser Untersuchungen in zwei Gruppen, von denen die erste Gruppe das Verhalten von einander entfernter Furchungszellen, die zweite Gruppe das Verhalten sich berührender Furchungszellen umfasst. Letztere Gruppe wird als nächste Mittheilung des Verfassers in diesem Archive veröffentlicht werden.

Gegenwärtig soll das Verhalten von einander entfernter Furchungszellen ausführlich dargelegt werden, über welches ich bereits auf der Naturforscherversammlung zu Nürnberg im September 1893, an der Hand der in Tafel I—III reproducirten Diagramme eingehender berichtet habe, als es in den vorläufigen Mittheilungen geschehen war.

## I. Methodik.

Die Versuchsanordnungen sind für die Beobachtung beider Gruppen von Vorgängen im Wesentlichen dieselben, so dass das nachstehend Gesagte der Hauptsache nach auch für die im nächsten Beitrage mitzutheilenden Beobachtungen gilt.

Es seien diejenigen Methoden geschildert, welche ich bis jetzt als die besten erfunden habe. Es hat sich nützlich erwiesen, etwas verschiedene Methoden abwechselnd zu gebrauchen, damit sich die mit ihnen gewonnenen Resultate gegenseitig kontrolliren und ergänzen.

Bei der Wichtigkeit der Befunde und der theilweise nicht geringen Schwierigkeit ihrer Sicherstellung will ich mich nicht begnügen die Methode bloß im Princip anzugeben, sondern es sei alles zum Gelingen nöthige Detail so ausführlich mitgetheilt, dass jeder sorgfältige Nachuntersucher nach einigen ersten Versuchen dieselben Resultate erhalten kann.

Das Princip der Methodik ist überaus einfach. Man zerreißt oder zerschneidet das kleingefurchte Froschei in einer indifferenten Flüssigkeit und beobachtet unter dem Mikroskop das Verhalten der isolirten unversehrten Zellen zu einander.

In Wirklichkeit jedoch hängt die Deutung der zwischen sich nicht berührenden Furchungszellen zu beobachtenden Vorgänge wesentlich von der Fernhaltung resp. in Rechnungziehung unvermeidlicher Fehlerquellen ab, so dass die letzteren der sorgfältigsten Beachtung empfohlen werden müssen.

Am leichtesten und sichersten sind die bezüglichen Vorgänge an den Zellen solcher Eier von Rana fusca wahrzunehmen, welche am Tage vorher befruchtet worden sind, welche sich daher je nach der Temperatur des Raumes im Stadium der feingetheilten Morula oder bereits der Blastula befinden; und zwar eignen sich bloß Eier vom Anfange der normalen Laichperiode. An Eiern von Fröschen, deren Laichung durch getrennte Aufbewahrung der gefangenen Thiere künstlich verzögert worden war, konnte ich, wohl in Folge der erfahrungsgemäß dadurch sinkenden Widerstandsfähigkeit der Eier, an den isolirten und außerdem noch in ein fremdes Medium übertragenen, also immer in abnormer Weise beeinflussten Furchungszellen nur noch Spuren der uns jetzt angehenden Vorgänge wahrnehmen, welche Spuren bei den zum Theil nie ganz zu beseitigenden Fehlerquellen eine Gewissheit über das Bedingtsein der beobachteten Vorgänge durch Leistungen der Zellen selber nicht mehr zu gewähren vermögen.

Daraus ist zu schließen, dass in den nicht seltenen Jahren, in denen die Laichperiode durch abnorm kalte Witterung um mehrere Wochen gegen die normale Zeit verzögert ist, das in diesem Beitrag zu schildernde Verhalten gleichfalls nicht gut ausgeprägt zu beobachten sein wird; denn unter diesen Umständen verhalten sich die Eier, entsprechend oft von mir gemachter Erfahrung, nach ihrer Befruchtung wie diejenigen, die durch künstliche Verzögerung der Laichung geschädigt worden sind. Am Anfang der rechtzeitigen Laichperiode sind dagegen, trotz der mit dem Versuche untrennbar verbundenen groben Schädigungen der Zellen, die bezüglichen Vorgänge in ihrer Eigenart so ausgesprochen, dass man, wenigstens das Hauptsächlichste derselben bei einiger Aufmerksamkeit nicht übersehen kann.

Zum Versuche ist für jeden Tag nöthig eine geringe Menge, etwa 5—10 ccm, durch saubere Watte filtrirten, vor dem Filtriren nicht zerschnittenen Hühnereiweißes, welches also auch keine Eiweißfäden mehr enthält; dasselbe muss hell und vollkommen klar aussehen. Der Apotheker bereitet solches jeden Tag frisch, von 6—9$^h$ Morgens; er muss aber auf die nothwendigen Eigenschaften besonders aufmerksam gemacht werden. In anderen Versuchen wurde statt des Eiweißes auch halbprocentige, resp. mehr oder weniger starke Kochsalzlösung als Medium verwandt.

Ein in dem angegebenen Entwickelungsstadium befindliches Ei wird mit der Schere, so gut es ohne besondere Mühe geht, ringsum

seiner Gallerthülle beraubt, darauf auf eine runde planparallele Glasplatte von etwa 3 cm Durchmesser gelegt, mit etwa 5 Tropfen frisch filtrirten Hühnereiweißes begossen und danach mit zwei eingestochenen Präparirnadeln zerrissen oder nach dem Einstechen einer Nadel mit einer sehr scharfen kleinen, über die Fläche gebogenen Schere zerschnitten. Die austretenden Eitheile werden darauf durch einige, wenige Bewegungen mit den Nadeln weiterhin zerkleinert. Die Glasplatte wird sogleich in eine runde Glasschale von etwa 4—5 cm Durchmesser und 1 cm hohem Rande gelegt, in welche vorher 10—15 Tropfen Wasser gethan worden waren. In dieser Schale liegend wird das Objekt unter dem Mikroskope rasch mit einem schwachen Objektiv (z. B. Zeiss A) besichtigt.

Der Objekttisch des Mikroskopes war vorher unter Benutzung der Wasserwage wagrecht eingestellt worden; eben so war mit einer eingelegten Dosenlibelle geprüft worden, ob die obere Fläche der in die Glasschale gelegten Glasplatte, beim Stehen letzterer auf dem Objekttisch wagrecht steht. Glasschale und Platte müssen so ausgesucht werden, dass Letzteres der Fall ist; diese letztere Vorsichtsmaßregel ist wenigstens bei einigen, möglichst einwandfreien Kontrollversuchen anzuwenden.

Die Objektplatte wird aus dem Grunde in eine Glasschale gelegt, um durch den Rand derselben die Verdampfung der dem Ei zugesetzten Flüssigkeit zu beschränken und damit sowohl Veränderungen in der Koncentration des Mediums wie Strömungen desselben möglichst zu vermindern und zugleich die unvermeidliche Verdampfung wenigstens auf allen Seiten der Peripherie möglichst gleichmäßig zu machen, was gleichfalls zur Verringerung von Strömungen sehr nöthig ist. Behufs der Einschränkung der Verdampfung des Mediums wurde auch in die Glasschale selber schon Wasser gethan, aber nur so wenig, dass es den Raum zwischen dem Rande der Platte und des Glases einnimmt, ohne sich mit dem Eiweiß vereinigen zu können. Die Glasschale bietet auch den Vortheil, dass man bei Unterbrechung der Beobachtung dieselbe durch eine, auf den eben abgeschliffenen Rand aufgelegte Platte vollkommen abschließen kann, wonach die Zellen bei geeignetem Medium am Anfange der Laichperiode sich noch 1—2 Tage lebend erhalten und mancherlei, im nächsten Beitrage zu schildernde Verhalten zu beobachten gestatten.

Die Beobachtung isolirter Zellen in dem unbedeckten Tropfen bietet den Vortheil, dass man mit einer feinen Nadel oder durch

sonstige Mittel die Lage der Zellen nach Belieben beeinflussen kann.

Gleichwohl ist es zur Kontrolle nicht zu entbehren, auch Beobachtungen bei aufgelegtem Deckglase zu machen. Zu diesem Zwecke wird ein großes Deckglas mit Wachsfüßchen von etwa $^3/_4$ mm Höhe versehen und alsdann derart über den Tropfen mit dem zerrissenen Ei gelegt, dass mindestens zwei dieser Füßchen auf trockenen Grund kommen, also fest kleben, und das Deckglas daher nicht gleiten kann.

Noch vollkommener erreicht man den Hauptzweck der möglichsten Verminderung von Strömungen im Medium, welche die isolirten Zellen passiv bewegen könnten, unter Anwendung einer in den Objektträger eingeschliffenen feuchten Kammer, welche nach der Einbringung des Objektes mit einem großen Deckglas bedeckt wird. Da jedoch ihr Boden eben sein und wagrecht stehen muss, muss man sich dieselbe besonders anfertigen lassen, was ich erst in diesem Frühjahr gethan habe. Sie gewährt die günstigsten Versuchsbedingungen. Ich habe unter ihrer Anwendung die im vorigen Jahre gemachten Beobachtungen aufs Neue geprüft und bestätigt gefunden, ein Beweis, dass auch bei Verwendung der früher genannten Hilfsmittel die Fehlerquelle der Strömungen in genügendem Maße verringert worden war.

An so zubereiteten Objekten kann man die zunächst zu besprechenden Vorgänge bei günstigem Medium mehrere Stunden lang studiren. Beabsichtigt man dagegen, bloß einmal einige Näherungen isolirter Furchungszellen gegen einander und nur aus geringer Distanz von etwa $^1/_8$ Zelldurchmesser zu beobachten, so genügt es, das Ei auf einem gewöhnlichen Objektträger in der genannten Flüssigkeit zu zerreißen und das Objekt rasch unter dem Mikroskop zu besichtigen.

Bei der Vorbereitung des Objektes zur Beobachtung des Verhaltens von einander entfernter Zellen ist noch ein kleiner Kunstgriff zu beachten.

Da die isolirten Zellen auch bei bloß passiver Berührung leicht an einander haften, genügt schon mehrfache Erschütterung des Objektes oder öfteres Umrühren desselben mit den Präparirnadeln, um die isolirten Zellen wieder mit einander in Verband zu bringen, so dass man danach nur noch wenige in geringem Abstand von einander befindliche Zellen mehr vorfindet. Desshalb mache man mit den Nadeln nicht mehr Bewegungen, als zur Isolirung nöthig

sind. Und aus dem gleichen Grunde ist auch die Vermeidung von Erschütterungen des Objektes beim Verschieben desselben, also am besten die Verschiebung des Objektes durch die Mikrometerschrauben eines verschiebbaren Objekttisches angezeigt; durch dies letztere Hilfsmittel wird zugleich die genaue Einstellung geeigneter Zellen unter das Ocularmikrometer wesentlich erleichtert und der Entstehung von Strömungen in der Flüssigkeit, wie sie bei Verschiebung des Objektes mit der Hand unausbleiblich sind, vorgebeugt. Auch kann man den Stand beider Nonii für die Einstellung eines Zellpaares notiren und nach Verschiebung des Objektes behufs Besichtigung anderer Zellen die früher gemessenen Zellen sogleich sicher wiederfinden.

Nach der Zertheilung des Eies beeilt man sich, mit schwacher Vergrößerung, Zeiss A, das Objekt durchmusternd, zwei Zellen zu finden, welche in geringem Abstande von einander, etwa um den Radius der kleineren Zelle oder um weniger getrennt sind, und in deren Umgebung, etwa von der Ausdehnung des doppelten Zelldurchmessers, keine Zellen lagern. Auch darf natürlich keine beim Zerreißen des Eies aus den Zellen ausgetretene Dottersubstanz zwischen den zu beobachtenden Zellen oder am Boden unter ihnen liegen.

Durch vorsichtiges Drehen des Revolvers wird alsdann ein stärkeres Objektiv (etwa Zeiss C oder D) auf das Zellpaar gerichtet und letzteres darauf derart unter das Ocularmikrometer eingestellt, dass die »mittlere Verbindungslinie«, d. h. die Verbindungslinie der Mittelpunkte beider Zellen, in die Längsrichtung des Mikrometers fällt und dass jede Zelle beiderseits gleichviel über die kurzen Striche des Ocularmikrometers vorragt, wobei also die mittlere Verbindungslinie der Zellen längs der gedachten Halbirungslinie der kurzen Striche gelegen ist. Diese Einstellung gestattet, stets zu erkennen, ob die Zellen sich »direkt« gegen einander oder zugleich etwas seitwärts bewegen, da letzteren Falles die betreffende Zelle bald deutlich auf einer Seite vom Ocularmikrometer mehr vorragt als auf der anderen.

Weiteres Detail über die Methodik wird am besten zugleich mit der Schilderung des Verhaltens der Zellen mitgetheilt, so weit dieses Verhalten von Unterschieden der Methode, insbesondere von Verschiedenheiten des angewandten Mediums abhängig ist.

## II. Verhalten isolirter und durch kleine Zwischenräume getrennter Furchungszellen zu einander.

### A. Verhalten bei Lagerung der Zellen in filtrirtem Hühnereiweifs.

#### 1. Verhalten von zwei Zellen zu einander.

Hat man sich nach der Zerreißung des Eies mit der ersten mikroskopischen Besichtigung geeilt, so zeigt ein Theil der isolirten Zellen noch Spuren von der früheren Abplattung der Zellen an einander; ein anderer Theil bietet sich in Formen dar, welche offenbar erst durch die Gewalteinwirkung beim Isoliren hervorgebracht worden sind. Innerhalb ein bis drei Minuten aber kontrahiren sich die isolirten Zellen zur anscheinend vollkommenen oder annähernden Kugelform; die Zellen haben dabei glatte Konturen und zeigen auch keine Pseudopodien.

Schon ohne Messung kann man an dem in der geschilderten Weise hergerichteten Objekte sogleich dreierlei wichtige Wahrnehmungen machen.

Beobachtet man nach einander Zellpaare, deren Zellen in geringem Abstande, von etwa ein Viertel Zelldurchmesser und darunter, sich befinden, so wird man an mehreren der Paare wahrnehmen, dass im Laufe weniger Minuten der Zwischenraum der Zellen sich verkleinert und schließlich schwindet, so dass beide rundlichen Zellen sich berühren.

Eine zweite Beobachtung macht man mit schwachem Objektiv (Zeiss A oder B) auf die Weise, dass man eine Stelle des Objektes sucht, welche in demselben Gesichtsfeld vier oder mehr in dem bezeichneten Abstand befindliche Zellpaare zeigt. Man skizzirt rasch die Lage der betreffenden Zellpaare nur so genau, um letztere mit Sicherheit unter den anderen Zellen auch dann wieder zu erkennen, wenn sich während der Beobachtung eines Paares die Lage der anderen Zellen verändert hat. Danach ist wahrzunehmen, dass von den 4—6 Zellpaaren die zusammengehörigen Zellen jedes Paares oder wenigstens mehrerer Paare sich nähern, und dass diese gleichzeitige Näherung in verschiedenen, den Verbindungslinien der Zellen jedes Paares entsprechenden Richtungen erfolgt. Diese Beobachtung ist desshalb wichtig, weil solche gleichzeitige Näherung von Zellen in mehreren verschiedenen Richtungen nicht durch eine Strömung im Medium hervorgebracht werden kann. Die geringe Strömung, die bei unserer Versuchsanordnung noch auftritt, hat im

ganzen Gesichtsfeld jeweilig bloß eine Richtung, wie man bei Beobachtung feiner suspendirter Körnchen sieht; so dass also durch sie bloß Bewegung isolirter Zellen in dieser einen Richtung hervorgebracht werden könnte.

Eine dritte Wahrnehmung ist, sofern im Anfang der Laichperiode experimentirt wird, die, dass schon kurze Zeit, etwa 3—5 Minuten nach der Zerreißung des Eies, nur sehr wenige Zellen zu sehen sind, die, einander sehr nahe, etwa bloß in $^1/_{15}$ Zelldurchmesser Abstand und darunter sich befinden; dies ist auch dann der Fall, wenn unnöthige Bewegungen mit den Nadeln und Erschütterungen der Objektplatte vermieden worden waren, und wenn man sich bei der ersten raschen Durchsicht mit schwacher Vergrößerung überzeugt hatte, dass viele einander sehr nahe Zellen vorhanden waren.

Auf Grund der beiden früheren Beobachtungen schließe ich aus diesem letzteren Befunde, dass in den wenigen Minuten alle oder fast alle, von vorn herein einander sehr nahen Zellen sich bereits bis zur Vereinigung genähert haben, während die von einander weiter entfernten Zellen sich zumeist noch nicht bis zu so geringem Abstande wieder genähert haben.

Am Ende der Laichperiode dagegen, zumal an Eiern, deren Zellen beim Zerreißen des Eies gleich wie Staubkörner sich von einander lösen, findet man noch nach mehr als 15 Minuten, ja nach Stunden sehr viele Zellen einander sehr nahe; und wenn man einzelne Zellenpaare einstellt und lange Zeit beobachtet, erkennt man, dass eine Näherung zwischen ihnen zumeist nicht stattfindet.

Alle diese Näherungen geschehen sowohl zwischen schwarzen, wie zwischen farblosen Zellen und zwischen beiderlei Zellen unter einander. Doch ist zu erwähnen, dass die farblosen Zellen unter den isolirten Zellen stets erheblich überwiegen, erstens weil ihrer überhaupt erheblich mehr im Ei vorhanden sind, dann aber auch, weil sie sich leichter bei der angewandten stumpfen, nicht zwischen die einzelnen Zellen eingreifenden Gewalteinwirkung von einander trennen als die pigmentirten; selbst beim einfachen Durchschneiden des Eies mit der Schere werden schon viele farblose Zellen ganz frei. Die schwarzen Zellen des Daches der Blastula dagegen haften bereits so erheblich fester an einander als die Dotterzellen, dass man sie durch geeignete Bewegungen der Nadeln besonders von einander trennen muss.

Unsere Beobachtungen beziehen sich daher also zumeist auf diejenigen Zellen des Eies, welche am wenigsten innig mit einander

sich verbunden haben und welche wohl auch erst am wenigsten differenzirt sind und somit noch am meisten den Namen der *Furchungszellen* verdienen. Dies ergiebt sich schon aus ihrer Rundung nach der Isolirung, welche eine Eigenschaft der Kontraktion bekundet, die z. B. den Zellen der Dorsalplatte der Gastrula bereits abgeht, denn diese behalten nach der Isolirung ihre eckige Gestalt.

Wir haben also zunächst erkannt, dass zwischen vielen Furchungszellen desselben Eies vom Stadium der älteren Morula und der Blastula *Näherungswirkungen stattfinden.*

Nach Analogie von anderen Richtungsbewegungen ein- und mehrzelliger Organismen wie dem Heliotropismus, Geotropismus, Chemotropismus (Chemotaxis PFEFFER's), Galvanotropismus, will ich diese Bewegung der Furchungszellen gegen einander unter Vermeidung jeder Andeutung über die eventuelle Ursache und Vermittelung dieser Wirkungen rein sachlich als »**Cytotropismus**« der Furchungszellen bezeichnen.

Genaueres über diesen Cytotropismus erfahren wir durch *Messung* der Bewegungen der Zellen mit dem Ocularmikrometer nach der oben bezeichneten Einstellung desselben in Richtung der Verbindungslinie der Massenmittelpunkte beider Zellen, wobei diese mittlere Verbindungslinie zugleich in die, in Gedanken gezogene, *mittlere* Längslinie des Mikrometers fällt. Gemessen werden die Abstände der beiden einander *nächsten* s. *proximalen* Punkte beider Zellen und die beiden *entferntesten* s. *distalen* Punkte. Zugleich wird darauf geachtet, ob diese Punkte in der gedachten mittleren Verbindungslinie beider Zellen liegen resp. verbleiben, oder ob sie davon abweichen. Liegen diese vier Punkte bei der ganzen Näherung stets in dieser Linie, und sind die meist rundlichen Zellen während dieser Zeit symmetrisch zu dieser Linie gestaltet, so ist die *Näherung* der Zellen als eine *vollkommen* »*direkte*«, d. h. *auf dem nächsten Wege erfolgende* zu bezeichnen; denn jede Zelle bewegt sich dabei in gerader Linie gegen den Massenmittelpunkt der anderen Zelle hin. Nicht selten aber weichen die gemessenen Punkte aus dieser Linie und die Zellgestalt von der Symmetrie zu dieser Linie etwas ab; es finden also Seitwärtsbewegungen statt. Sind dieselben gering und erfolgen sie abwechselnd bald etwas nach der einen, bald nach der anderen Seite von der Mittellinie, so tritt immer noch wenigstens als *Resultante* eine *direkte Näherung* deutlich hervor.

Diese »*direkte*« *Näherung* in dem eben definirten Sinne

stellt das gewöhnliche Verhalten der Furchungszellen beim Anfange jedes neuen Versuches während des Anfanges der Laichperiode dar, sofern äußere Störungen wie Strömungen im Medium ferngehalten wurden. Erhebliche, dauernd nach derselben Seite gerichtete Seitwärtsbewegungen der Zellen, also schiefes sich Nähern derselben sowie an einander Vorbeiwandern kommen bei Vermeidung der genannten Fehlerquellen unter diesen Umständen nicht vor; wohl aber finden sie sich gegen Ende der Laichperiode oder mehrere Stunden nach dem Beginne des Versuches nicht selten.

Die Messung der genannten vier Punkte giebt nach dieser Einschränkung Aufschluss über das Wesentlichste des formalen Verhaltens der Zellen bei ihrem Cytotropismus. Gelegentlich wurden zur Ergänzung noch die quer zu dieser Richtung stehenden, von oben sichtbaren, also gleichfalls wagrechten Zelldurchmesser gemessen, um ein genaueres Urtheil über die mehr oder weniger runde resp. längliche Gestalt der Zellen zu erhalten.

Die Figuren 1—8 auf Tafel I—III stellen in Diagrammen das Verhalten der erstgenannten vier Punkte von eben so viel verschiedenen Zellpaaren dar. Je vier unmittelbar nach einander gemessene Punkte eines Paares wurden in dieselbe Ordinate des Millimeternetzes eingetragen.

Die Messung geschah, bei fortwährender Beobachtung, gewöhnlich in Pausen von einer halben oder ganzen Minute, und die gefundenen Zahlen wurden einem Assistenten diktirt, welcher zugleich durch hörbare Markirung der halben Minuten das Zeichen zu den Messungen gab. Fanden Veränderungen nur sehr langsam statt, so wurden mehrere solche Zeichen übergangen; die Dauer dieser Pausen aber natürlich notirt.

Die Vergrößerung ist für alle Maße jeder einzelnen Figur selbstverständlich die gleiche; zwei obere und zwei untere in derselben Ordinate gelegene Punkte markiren daher zugleich die Relation zwischen der Größe und dem Abstande der beiden isochronen Zelldurchmesser; von diesen Durchmessern sind der leichteren Übersicht wegen bloß einige, welche zugleich besondere Phasen der Bewegung markiren, durch Punktirung hervorgehoben. Die Abstände der hier reproducirten Ordinaten des Liniennetzes entsprechen in allen Figuren einer Zeit von 1′ 15″.

Die wirklich gemessenen Punkte sind, so weit sie nicht an einer Knickung der Kurve liegen und dadurch sich von selber markiren, durch in die Kontinuität der Kurve eingetragene Punkte

bemerkbar gemacht; man erkennt also leicht, was gemessen und was bloß interpolirt ist. Die gemessenen Stellen wurden stets durch gerade Linien verbunden, wodurch allerdings gegen Ende der Näherung eine erhebliche Abweichung von dem wirklichen Geschehen vorgetäuscht wird, indem eine gewöhnlich vorkommende Schlussbeschleunigung nicht zum Ausdrucke gelangt.

Erörtern wir nun, was im günstigsten d. h. specifischsten Falle geschieht; dies zeigen die Figuren 1 und 2.

Zunächst sehen wir bei Verfolgung der Kurven, dass beide Zellen sich einander nähern, und dass diese Näherung keine stetige ist, sondern in einzelnen Schritten erfolgt, und dass nach jedem Schritt vorwärts gewöhnlich ein mehr oder weniger großes Zurücksinken stattfindet.

Die Zellen der Fig. 1 wurden mit ZEISS' Objektiv D gemessen; die im Bilde oben markirte Zelle hatte beim Anfang der Beobachtung 57 μ (1 μ = 0,001 Millimeter), die unten gezeichnete 51 μ Durchmesser, und der Abstand ihrer nächsten Punkte betrug 58 μ, also etwas mehr, als der Durchmesser der größeren Zelle. Die ganze Näherung bis zur Berührung dauerte 10 Min. 30 Sek. Die obere Zelle trug die Hauptkosten der Näherung mit Zurücklegung von 43 μ Wegstrecke, während die andere Zelle sich ihr bloß 15 μ entgegenbewegte. Diese Maße bezeichnen das Verhalten der proximalen Punkte. Vergleichen wir damit das Verhalten des zugehörigen distalen Punktes jeder Zelle, so sehen wir, dass diese sich nicht in gleicher Weise an der Näherungsbewegung betheiligt haben. Bei der »oberen« Zelle betrug die Näherung dieses Punktes bis zur Zeit der Vereinigung der Zellen bloß 24 μ gegen 43 μ des proximalen Punktes; bei der unteren Zelle 12 μ gegen 15 μ.

Da sich Ähnliches häufig wiederholt hat, so können wir zwei Näherungsweisen der Zellen unterscheiden: diejenige durch Vergrößerung des Zelldurchmessers in Richtung auf die andere Zelle: die Entgegenstreckung, und diejenige durch Entgegenbewegung der ganzen Zelle, gemessen an der Näherung des distalen Punktes, welche ich hier als »Zellwanderung« bezeichnen will, dabei das Wort »Wanderung« in einer eingeengten, aber für unsere Beobachtungen sich eignenden Weise gebrauchend. Die Größe der Entgegenstreckung wird gemessen durch die positive Differenz der Näherungsgrößen des proximalen und des distalen Punktes.

Diese hier gemachte Distinktion bezeichnet deutlich das formale Verhalten der Zellen bei ihrer Näherung gegen einander;

sie soll aber nicht andeuten, dass die beiden unterschiedenen Näherungsweisen des Cytotropismus etwa in ihren Ursachen wesentlich verschieden seien. Die Unterscheidung wird sich ferner bei der Erwägung des Antheiles von Fehlerquellen an den beobachteten Näherungen nützlich erweisen.

Nach der Vereinigung machten beide Zellen der Abbildung 1 sehr starke amöboide Bewegungen nach verschiedenen Seiten, welchen bald eine Theilung der oberen Zelle folgte.

In Fig. 2 zeigt die untere, 56 μ große Zelle nach einer kleinen Bewegung gegen die abgewendete Seite nur eine geringe Näherung durch Entgegenstreckung um 4 μ, während die andere, in der Verbindungsrichtung beider 40 μ große Zelle sich innerhalb der 7 Minuten dauernden Näherung um 20 μ vorbewegt; hierbei fand aber eine Verkürzung der Zelle um 4 μ statt, so dass die Vorschiebung des distalen Kontours 24 μ betrug. Die Bewegung vollzog sich wieder schrittweise mit starkem Zurücksinken. Immerhin fand auch in diesem Falle eine, wenn auch von beiden Zellen aus sehr ungleiche, so doch gegenseitige Näherung statt.

In Fig. 3 misst die untere Zelle Anfangs 60, die obere 47 μ, und ihr Abstand beträgt 37 μ. Die große Zelle macht zunächst eine kleine Wanderung gegen die andere, sinkt dann aber mit ihrem distalen Kontour in die Anfangsstellung zurück, um dauernd darin zu verbleiben, während sie sich um 18 μ der anderen Zelle entgegenstreckt. Diese andere Zelle wandert der ersteren zuerst rasch entgegen unter gleichzeitiger Entgegenstreckung; dann, von Ordinate *A* an, schnürt sie sich ein zur Theilung; bevor letztere aber vollendet ist, hat sich die andere Zelle ihr bereits bis zur Berührung genähert. Während dessen und danach wurde die begonnene Theilung fortgesetzt und vollendet. Die drei Zellen blieben vereinigt.

Abbildung 4 zeigt dagegen das Verhalten zweier Zellen, von denen sich die eine so gut wie gar nicht der anderen genähert hat; ja der distale Kontour hat sich sogar sehr erheblich entfernt. Die andere Zelle aber kam der ersten im Ganzen um 15 μ entgegen, wovon 3 μ auf Entgegenstreckung entfallen. Nach einer ersten Berührung zieht sich die untere Zelle wieder zurück, und erst später trat nach weiterem Entgegenkommen der anderen Zelle die dauernde Vereinigung ein.

Solche einseitige Näherung einer der beiden Zellen gegen die andere, ohne Entgegenkommen dieser ist ein sehr häufiges Vorkommnis; in vielen Versuchen ist es sogar der überwiegend

häufige Näherungsmodus; und zwar nähert sich eben sowohl die größere Zelle der kleineren wie umgekehrt die kleine der größeren.

Fig. 5 stellt das Verhalten zweier fast gleich großer, bloß um die Größe des Radius von einander entfernter, stets kleine Bewegungen ausführender Zellen dar, zwischen welchen aber augenscheinlich keine Näherungsbeziehungen bestehen. Die kleinen Bewegungen, die diese Zellen ausführen, mögen theils sogenannte spontane gewesen sein; und ich habe an Zellen, welche viel stärkere Bewegungen ausführten, also noch deutliche Zeichen ihrer Lebensthätigkeit gaben, beobachtet, dass sie sich gleichwohl nicht bleibend näherten. So geringe Bewegungen, wie hier markirt sind, können aber auch, wie es schien, schon durch Erschütterungen des Tisches, also durch passive Schwankungen der Zelle, hervorgebracht werden. Sie zeigen somit die Versuchsfehlerbreite an. Doch habe ich auch Zellen gemessen, welche sich gleichfalls indifferent gegen einander verhielten, an denen aber solche Bewegungen nicht wahrnehmbar waren.

In den nächsten Figuren, 6 und 7, ist die Näherungsgeschichte von zwei Zellpaaren dargestellt, welche, wie ich glaube, durch Fixation an der Unterlage längere Zeit an der Näherung behindert waren und erst allmählich flott wurden.

Die Näherung der Zellen der Figur 6 hat etwas über eine Stunde gedauert, bis die Berührung erreicht war. Die oben dargestellte Zelle maß in der Verbindungsrichtung beider Zellen 53 $\mu$, rechtwinkelig dazu 52 $\mu$ und war Anfangs von der anderen 39 $\mu$ entfernt; diese, unten markirte Zelle maß in beiden Richtungen Anfangs 57 $\mu$. Letztere wanderte zunächst der oben dargestellten entgegen (Stellung *A*) ohne Gegenstreckung; sie war also wohl, wenigstens während des ersten Theiles dieser Bewegung, noch frei; darauf sank sie aber wieder um die Hälfte des zurückgelegten Weges zurück (*B*) und machte über eine Viertelstunde lang (bis *C*) langsame kleine Vorstöße, unter gleicher Bewegung des proximalen und distalen Kontours, sank aber immer wieder um das Erreichte zurück; daraufolgte eine sehr langsame aber kontinuirliche Vorbewegung (bis *D*), die von abermaligem, diesmal schrittweisem Zurücksinken zur Stellung *B*, *C* gefolgt war; als sich dies nochmals wiederholt hatte, gab ich die Hoffnung auf endliche Vereinigung der Zellen auf und setzte, selbst ermattet, die Beobachtung auf mehrere Minuten aus, was durch punktirte Linien dargestellt ist. Während dieser Zeit hatte eine geringe Näherung stattgefunden; und nach der Wieder-

aufnahme der Beobachtung erfolgte eine neue größere Vorbewegung der unteren Zelle rein durch Wanderung, die endlich zur Vereinigung führte, weil inzwischen auch die andere Zelle ihr ein großes Stück des Weges entgegengekommen war. Diese, die obere Zelle des Diagrammes hatte über $^3/_4$ Stunden nur kleine Vorbewegungen durch »Wanderung«, die von stetem Zurücksinken gefolgt waren, ausgeführt; war darauf zu seitlichen Bewegungen nach links (*L*) und rechts (*R*) unter gleichzeitiger abwechselnder Entfernung und Näherung übergegangen, um danach endlich eine Reihe von Schritten vorwärts zu machen, die bei dem gleichzeitigen Entgegenkommen der anderen Zelle zur Vereinigung führten.

Noch wechselvoller war das in Fig. 7, Taf. III, dargestellte Verhalten zweier Zellen, deren anfänglicher Abstand bloß $^1/_3$ Zelldurchmesser, 17 μ, betrug. Die oben markirte Zelle erschien von oben gesehen anfänglich fast ganz rund, 47 zu 48 μ messend; die andere maß 57 μ in der Verbindungsrichtung und 53 μ rechtwinkelig dazu.

Der Anfang der vier Kurven zeigt zunächst eine parallele Bewegung der vier Punkte, die das Ende einer im Anfang meiner Versuche öfter geschehenen Schwankung der Zellen darstellt. Diese rührt von zu rascher Verschiebung des Objektträgers mit der Hand her. Durch sehr rasches Verschieben kann man die freien Zellen natürlich gänzlich aus ihrer vorherigen Lage bringen. Im vorliegenden Falle war dies nicht geschehen; aber von Interesse ist die Dauer der Reaktion, auf die stattgehabte mechanische Einwirkung. Während die Verschiebung des Objektes wohl kaum ein Paar Sekunden gewährt hatte, dauerte die Reaktion auf die dabei veranlasste Verzerrung der Zellen, das ihr folgende aktive Zurückziehen der Zellen gegen ihre Fixationspunkte als Mittelpunkte der Anordnung über eine Minute. Dies Zurückziehen erfolgte offenbar noch über die Ruhelage hinaus, so dass dann wieder eine reaktive Bewegung *A—B* nach der entgegengesetzten Richtung an beiden Zellen sich einstellte, die auch wieder, aber weniger die Ruhelage überschritt. Da die beim raschen Verschieben in dem ganzen Medium veranlassten Schwingungen vielmal rascher sich vollziehen, so kann die eine Minute dauernde Schwingung nicht unmittelbar darauf, sondern nur auf reaktive Thätigkeit der Zellen selber bezogen werden; und wir sehen aus dem zeitlichen Verlauf dieser Bewegungen zugleich das Tempo der aktiven Zellbewegungen. Für das Bestehen der vorausgesetzten Fixation der Zellen spricht auch ihr weiteres Verhalten.

Es dauerte eine und eine Viertelstunde, bis die Zellen zur Vereinigung gelangten. Nachdem die Zellen ihre Ruhelage (etwas rechts von *B*) wieder erreicht hatten, machten beide eine Viertelstunde lang (bis Stellung *C*) kleine langsame Bewegungen, die keine deutlichen Beziehungen der Zellen zu einander bekunden. Darauf begann die oben bezeichnete Zelle lebhafte Bewegungen unter Ausstreckung von Pseudopodien, die nach einander in verschiedenen Richtungen erfolgten, während gleichzeitig die andere Zelle sich annähernd in der Verbindungsrichtung der Zellen verlängerte und durch Bildung einer queren Einschnürung sich zur Theilung anschickte. Beide Zellen entfernten sich in dieser Phase von einander.

Die hier stattfindende Entfernung der Zellen während der Theilung der einen derselben ist jedoch nichts allgemein Gültiges; öfters habe ich noch während einer Zelltheilung Näherung einer anderen Zelle gegen diese oder beider Zellen gegen einander beobachtet.

Ebenso erfolgt die Theilung auch nicht immer annähernd quer zur Verbindungsrichtung der Zellen, obschon dies das überwiegende Verhalten zu sein schien. Vielleicht bewirkt die Näherungstendenz die erste Verlängerung der Zelle in der Verbindungsrichtung der Zellen (siehe pag. 59), was dann die Einstellung der Kernspindel in diese Richtung veranlassen und so die weitere Verlängerung in derselben Richtung und die quer dazu stehende Theilungsrichtung bedingen kann[1]).

Nach etwa 20 Minuten (Stellung *D*) war die Theilungsfurche der unteren Zelle wieder rückgebildet, und die obere Zelle hatte

---

[1]) An isolirt gewesenen und danach wieder sich berührenden Furchungszellen von Rana esculenta habe ich beobachtet, dass die Kernspindel keine bestimmte Stellung zu dem Berührungspunkte oder zu einer kleinen Berührungsfläche der Zellen einnimmt, sondern dass, wie ich dies früher an gepressten ganzen Froscheiern ermittelt habe (Über richtende und qualitative Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern. Zoolog. Anzeiger 1893, Nr. 432), die Kernspindel dieser Zellen wesentlich durch die Gestalt jeder einzelnen Furchungszelle bestimmt wird, indem unverkennbar eine Tendenz der Spindel, in die größte durch den Mittelpunkt des Protoplasma gehende Dimension der Zelle oder nahe dieser Richtung sich einzustellen, hervortritt. Bei Zellpaaren, deren Zellen sich ausgedehnt an einander abgeplattet hatten, war es oft deutlich, dass die Einstellung nicht in die größte, manchmal bloß durch eine etwas vorspringende Ecke gebildete Dimension, sondern dieser nur nahe sich einstellte, so dass das eine Spindelende mehr im Mittelpunkte einer breiteren Masse des Zellleibes gelagert war, als wenn es dieser Ecke sich zugewendet hätte.

sich wieder gerundet, machte aber noch 7 Minuten lang (bis Stellung *F*) lebhafte Bewegungen vor und zurück bei runder Gestalt, während die untere Zelle durch allmähliche Verkürzung sich langsam rundete. Darauf führte die obere Zelle noch eine Rückwärtsbewegung aus und machte dann bei (von oben gesehen) fast ganz runder Gestalt drei sehr langsame, durch Zurücksinken getrennte Vorwärtsbewegungen, deren letzte zur Vereinigung mit der anderen Zelle führte, da zuletzt auch diese einiges Entgegenkommen bewies. Lange Zeit glaubte ich nicht, dass diese Zellen sich noch vereinigen würden. Dies Beispiel zeigt wieder, wie viel Geduld man mit diesen Zellen haben muss, wenn man ihre Beziehungen zu einander richtig erkennen will.

Ein wesentlich neues Verhalten bekunden endlich die Zellen der Fig. 8. Beide Zellen bewegten sich nach derselben Seite, in der Abbildung nach der unteren Seite, doch näherten sie sich dabei zunächst; indem die obere Zelle mehr als die untere sich bewegte und diese letztere der ersteren ein wenig entgegenkam (vor *A*). Danach wurde nach den gemachten Notizen die untere Zelle stark amöboid und lief, zugleich etwas seitwärts sich bewegend, fort, während die andere wieder ein wenig gegen ihre frühere Stellung zurückkehrte. Das ganze Verhalten erweckt den Anschein, als ob Anfangs (bis *A*) eine Strömung im Medium beide Zellen in der Richtung von der oberen zur unteren Zelle beeinflusst und dabei die gleichgerichtete Bewegung der oberen verstärkt, die entgegengerichtete Bewegung der unteren gehemmt habe. In der zweiten Phase wäre dann anzunehmen, dass sowohl diese Strömung wie auch der Cytotropismus aufgehört habe.

Aus den dargestellten Kurven der cytotropischen Zellpaare tritt nicht die Thatsache hervor, dass die *letzte Näherung unmittelbar vor der Berührung gewöhnlich mit einer besonderen Beschleunigung verbunden ist*; dies beruht darauf, dass die Messungen der vier Einstellungen und die Diktirung der Zahlen an sich schon 10—15 Sekunden dauert und man bei der Raschheit der letzteren Näherung nicht weiß, welche Zahl man nehmen soll.

Im Übrigen aber ergab sich aus dem vielfachen Parallelismus der die Näherung bezeichnenden Kurven, dass die Näherungsbewegung bei noch großem Abstande der Zellen manchmal ebenso rasch vor sich geht als bei schon geringem Abstand, von der letzten Näherung abgesehen; und da auch die Kurven der hin- und herschwankenden Bewegungen in Fig. 6 fast durchweg die gleiche Richtung bekunden,

so ist wohl zu schließen, dass diese ziemlich konstante Geschwindigkeit weniger durch die Näherungsbestrebungen an sich als durch innere Verhältnisse der Zellen bedingt ist. Auf ein solches Verhalten deutete schon die Anfangsschwingung der beiden in Fig. 7 abgebildeten Zellen hin, welche zeigt, dass diese Zellen nach einer sehr raschen passiven Deformation nur relativ langsam zur Ruhestellung zurückkehrten.

Von dem formalen Verhalten der Zellen bei diesen cytotropischen Bewegungen ist noch anzuführen, dass sich die Zellen häufig ein wenig aber deutlich gegen einander zuspitzen (s. Fig. I); das kann auch bei Zellen der Fall sein, welche im Übrigen bei der Ansicht von oben rund erscheinen und auch ziemlich gleiche Durchmesser darbieten. Es ist wohl am stärksten, wenn die Zellen auf der Unterlage fixirt sind.


Fig. I.

Anfänglich glaubte ich, die in Eiweiß liegenden Zellen schwämmen ganz oder wesentlich in dem Medium. Die genauere Beobachtung und noch deutlicher die Aspiration isolirter Zellen nebst ihrem Menstruum in eine vertikal gehaltene Glasröhre zeigten jedoch, dass die Zellen in dem Eiweiß sich senkten, also auf der Unterlage ruhten. Auch deutete das Verhalten der Zellen oft darauf hin, dass sie an der Unterlage fixirt seien; so wann sie sich lange Zeit bloß ein gewisses Maß einander entgegenbewegten und danach immer wieder in die frühere Stellung zurücksanken, um sich dann plötzlich rasch zu vereinigen. Oft geschah die Vereinigung der Zellen erst, nachdem sie künstlich aus ihrer bisherigen Stellung entfernt, also von der Unterlage losgelöst worden waren.

Wenn diese Fixation lange dauert, werden, wie wir schon in einem Beispiel, Fig. 7, gesehen und wiederholt bestätigt gefunden haben, die Zellen manchmal sehr unruhig, senden Pseudopodien nach einander oder gleichzeitig nach verschiedenen Richtungen aus; die Bewegungen dieser Fortsätze werden allmählich schneller, ein Verhalten, welches manchmal zu einer Losreißung von der Unterlage und zu nachfolgender rascher Vereinigung führt.

Dass die Furchungszellen amöboid beweglich sind, ist längst bekannt. Die von mir beobachteten Pseudopodien waren bei Verwendung von Hühner-Eiweiß als Medium von zweierlei Art; meist waren sie aus der ganzen Substanz des Zellleibes gebildet und verdienten also die Bezeichnung protoplasmatische Pseudo-

podien. Selten dagegen entstanden bei diesem Medium ganz klar durchscheinende, schwach gelbliche Pseudopodien, die ihre Größe und Gestalt sowie ihren Ort an der Peripherie der Zelle viel rascher wechselten als die vorigen; sie werden wohl richtig als paraplasmatische Pseudopodien zu bezeichnen sein.

Diese Art der Pseudopodien erhebt sich frei über die unbeweglich gebliebene, aus körniger Substanz zusammengefügte Zellrinde. Wenn ein solches Pseudopodium wieder kleiner wird, legt sich seine feine homogene Umschließungshaut der Zellrinde außen an; diese Haut stellt also wohl den abgehobenen feinen, körnerfreien äußersten Protoplasmasaum der Furchungszellen dar. Manchmal aber bricht unter einem solchen Pseudopodium die Zellrinde ein und ein Strom körniger Substanz ergießt sich in das bisher wasserklare Pseudopodium und vertheilt sich allmählich in ihm. Beim Wiedereinziehen des Fortsatzes werden dann diese Körnchen auch wieder mit- und ins Innere aufgenommen, zum letzten Theil wohl der Zellrinde ein- oder zur Rinde zusammengefügt.

Die paraplasmatischen Pseudopodien sah ich einige Mal bei Fixation der Zellen in überraschender Thätigkeit. Ein großes zungenförmiges Pseudopodium von mehr als der Größe des Radius der Zelle wurde mit explosionsartiger Geschwindigkeit ausgestoßen und bewirkte durch den heftigen Rückstoß das Flottwerden der Zelle, welchem dann rasche Näherung gegen die andere Zelle und Vereinigung mit ihr folgte.

Manchen Zellen muss also eine Eigenschaft des Haftens an einer festen Unterlage zukommen, welche die Zelle nicht oder nur schwer zu überwinden vermag, welche auch bei gleichzeitigen cytotropischen Bewegungen nicht aufgehoben und manchmal stärker als die Mechanismen dieser letzteren Bewegungen ist.

Dieses Haften bildete bei Anwendung der oben angegebenen Cautelen gegen Strömungen im Medium die hauptsächlichste noch verbliebene Fehlerquelle meiner Versuche.

Ich bemühte mich, diesem Fehler durch Erhöhung des specifischen Gewichtes des Mediums bis etwas über das specifische Gewicht der Zelle vorzubeugen, also die Zelle vollkommen schwimmen zu machen. Zu diesem Zwecke wurde das filtrirte Hühnereiweiß durch Offenstehenlassen in einer sehr breiten flachen Schale bei Zimmertemperatur rasch eingedickt. Doch konnte gerade in den Fällen, in denen danach die Zellen nicht ganz bis auf den Boden sanken, keine bessere Näherung wahrgenommen, überhaupt keine

Bewegung mehr gesehen werden; ein Verhalten, welches nach weiter unten mitgetheilten Versuchen auf die mit der Eindickung unvermeidlich verbundene Erhöhung der Koncentration und deren schädigende Wirkung zurückzuführen ist.

Auch Verwendung von dickem Gummitraganth-Schleim führte nicht zum Ziele. Doch ist nicht zu übersehen, dass die Laichperiode bereits weit fortgeschritten war und die cytotropischen Bewegungen selbst in gewöhnlichem Eiweiß, wohl in Folge gesunkener Widerstandsfähigkeit oder gesunkener Vitalität, überhaupt bereits sehr schwach waren. Dieses rasche Sinken der Vitalität der Eier bei Verzögerung der Befruchtung ist ein störendes Moment, welches auch die Beurtheilung der Wirkung mehrerer anderer Versuchsvariationen sehr unsicher machte.

Danach hoffte ich das Haften der Zellen an der Unterlage durch Bestreichen des Objektträgers mit allerhand Stoffen beseitigen zu können. Nach dem Bestreichen der Unterlage mit Fett hafteten jedoch die Zellen, wie es schien, erst recht, also wohl unter Bildung von sogenannter Eiweißseife. Vaselin, Paraffin und Stearin bildeten einen körnigen Überzug, der vielleicht desshalb nicht wirksam war. Paraffinöl, welches mir von Herrn Kollegen M. von Frey empfohlen wurde, versagte ebenfalls; dessgleichen Kollodium, sowie Apfelsäure, welche letztere nach Pfeffer bei genügend starker Koncentration auf pflanzliche Spermatozoën negativ chemotaktisch wirkt.

So blieb als einziges Mittel die direkte mechanische Loslösung der fixirten Zellen von der Unterlage. Die Anwendung der Nadel zu diesem Zwecke ist mit dem Nachtheile verbunden, dass bei und nach der Entfernung der Nadel aus der Flüssigkeit die den Zellen gegebene Stellung in Folge der Formänderung des Flüssigkeitstropfens sich oft erheblich und in nicht vorherzusehender Weise verändert, so dass bis fast zur Berührung einander nahe gebrachte Zellen meist so weit von einander getrennt werden, dass eine Näherung überhaupt nicht mehr zu erwarten ist.

Als mehr geeignet hat es sich erwiesen, die fixirten Zellen bloß durch eine Erschütterung, wie sie durch Blasen auf das, sei es offene oder mit einem Deckglas bedeckte (aber nicht in abgeschlossener feuchter Kammer liegende) Objekt hervorgebracht wird, von der Unterlage zu befreien. Diese Methode ist desshalb sehr zweckmäßig, weil einerseits die Verschiebung der Flüssigkeit bei genügend abgemessenem Blasen die Zellen von der Unterlage losreißt, während andererseits die Flüssigkeitsmasse des Mediums nach dem Aufhören

des Blasens wieder zu ihrer früheren äußeren Konfiguration zurückkehrt und dabei auch die Zellen wieder annähernd in ihre frühere Lage und oft in denselben Abstand zurückführt. Zugleich erkennt man bei Anwendung dieser Methode durch erst schwaches, dann stärkeres Blasen, welche von den beobachteten Zellen die fixirte oder die freie ist, resp. welche stärker fixirt ist. *Manchmal zeigte sich, dass die aktiv sich nähernde Zelle gleichwohl die fixirte war, während die unthätige, runde Zelle nicht am Boden haftete.*

Beide Methoden haben ferner den Vortheil, uns das nicht seltene Vorkommnis erkennen zu lassen, dass etwas dichtere Eiweißsubstanz zwei Zellen wie mit elastischen Fäden an einander heftet; es empfiehlt sich natürlich nicht, an solchen Zellen Messungen vorzunehmen; doch darf man sich eine solche Verbindung auch nicht durch die erwähnte, auf der elastischen Beschaffenheit der Oberfläche des Mediums beruhende Rückkehr des Tropfens zu seiner früheren Gestalt nach dem Aufhören des Blasens vortäuschen lassen. Die Zellen müssen während des Blasens stetig im Mikroskop beobachtet werden. Man hält daher die eine Hand in geeigneter Richtung neben den Mund, um den Luftstrom auf das Objekt zu leiten.

Jede passive Zellverschiebung hat aber den Nachtheil, dass sie eine neue Anordnung der Zellen erzeugt und damit den Anschluss an die früheren Messungen unmöglich macht.

Immerhin bildet dieser kleine Kunstgriff des Blasens bei dem Versagen der anderen Mittel gegen das Haften ein sehr wesentliches Hilfsmittel für die cytotropischen Beobachtungen, indem in vielen Fällen nach anfänglicher deutlicher Näherung der Zellen und nach daranf folgendem langen Stabilbleiben ihres Abstandes in Folge der Anwendung desselben schließlich doch noch eine zur Vereinigung der Zellen führende, *gegenseitige direkte* Näherung derselben zu beobachten ist.

Andererseits aber kam es vor, dass auch nach solcher Loslösung einander sehr naher Zellen von der Unterlage dieselben sich gleichwohl nicht näherten.

Ebenso blieb in sehr vielen Fällen die Näherung in geringem oder größerem Abstande befindlicher Zellen aus, obschon die betreffenden Zellen beim Blasen sich als nicht an der Unterseite fixirt erwiesen, so dass kein Zweifel bestehen konnte, dass *zwischen ihnen cytotropische Wirkungen entweder gar nicht oder nicht in einem zum Vollzuge der Näherung genügendem*

Maße stattfanden. Dies Ausbleiben der Näherung von Zellen geringen Abstandes häufte sich gegen Ende der Laichperiode derart, dass schließlich Zellnäherungen auch bei sehr geringem Zellabstand kaum mehr aufzufinden waren, womit der Abschluss der Versuche für das betreffende Jahr von selber gegeben war.

Solches Ausbleiben der Näherung kann man, wie oben erwähnt, schon bei der Zertheilung des Eies für alle Zellen desselben dann voraussagen, wenn beim ersten Zerreißen das Ei sogleich in sehr viele Zellen zerfällt, gleichsam zerstäubt. Dies Verhalten deutet auf einen Zustand des Eies hin, den ich zuerst vor 9 Jahren[1]) beschrieben und als Framboisia embryonalis finalis minor externa und interna bezeichnet habe.

Bei vorgeschrittener Ausbildung dieses Zustandes wird der epitheliale Zellverband, die Abplattung der oberflächlichen und inneren Zellen eines Eies oder Embryo gelöst, indem die Zellen sich runden und bloß noch punktuell sich berühren; er ist ein Zeichen des Todes zunächst des Individuums als Ganzen, dem dann der Tod der Zellen allmählich nachfolgt.

Durch Einlegen der Eier in schwache Glycerinlösung entsteht er bald in der ganzen Gastrula; durch entsprechende Anwendung von Boraxlösung gehen zunächst bloß die Zellen der Medullarplatte in diesen Zustand über. Es ist interessant zu sehen, dass schon in den äußerlich noch nicht sichtbaren, bloß durch Zerstäuben der Eier beim Zerreißen erkennbaren Anfangsstadien dieses am Ende der Laichperiode von selber eintretenden Zustandes, die Zellen nach ihrer Isolirung auch keine Näherungen mehr gegen einander erkennen lassen.

Weiterhin kam es vor, daß Zellen sich näherten, dass dann aber die Bewegung sich verlangsamte und aufhörte, obschon beim Blasen sich beide Zellen oder eine von ihnen als nicht fixirt erwies. Wenn dagegen die Zellen fixirt sind, ist es natürlich, dass die Geschwindigkeit ihrer Näherung mit dem Maße der Näherung abnehmen und ev. die Näherung aufhören muss; sie sinken dann allmählich gegen den Fixationspunkt zurück.

Es trat ferner deutlich hervor, dass die Zellnäherungen mit der längeren Zeit nach der Isolirung der Zellen und zwar sowohl in Häufigkeit ihres Vorkommens wie in der Größe des Näherungs-

[1]) W. Roux, Beitrag I zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Zeitschrift f. Biologie, Bd. 21, München 1885, Separatabdruck pag. 24.

abstandes abnehmen. Doch war auch diese Abschwächung in verschiedenen Versuchen verschieden stark zu beobachten, so dass zu schließen ist, dass entweder die Empfindlichkeit der Zellen verschiedener Eier gegen die Isolation und gegen das fremde Medium an sich verschieden sein muss, oder dass dem täglich neu zubereiteten Hühnereiweiß manchmal eine stärkere schädigende Wirkung zukam.

Neben diesen den *Cytotropismus abschwächenden Momenten* lernte ich auch ein *Mittel* kennen, um *ihn zu verstärken*; dieses Agens ist *die Wärme*.

Es fiel mir auf, dass früh morgens, sei es in Folge der Dunkelheit der Nacht oder der Abkühlung des Zimmers, keine Zellnäherungen zu beobachten waren. Danach wurde das Objekt erwärmt, und die Näherungen traten allmählich ein.

Eine Temperatur von 20—28° C. wirkt begünstigend auf die Zellnäherung; dies schien weniger deutlich bei Anwendung des heizbaren Objekttisches als bei Anwendung einer elektrischen Glühlampe, welche vor den Objekttisch gestellt wurde; doch wurden die Versuche bei der Kürze der Versuchszeit bis jetzt noch nicht genügend variirt, um sagen zu können, ob an diesem Effekte bloß die Wärme oder auch das elektrische Licht als solches betheiligt war. Da ein offener Tropfen wegen der Verdampfung schwerer zu erwärmen ist als ein mit dem Deckglas bedeckter, darf man bei Anwendung des Deckglases die Lampe nicht so nahe stellen und nicht so lange wirken lassen als bei unbedecktem Objekte; sonst werden die Zellen durch zu starke Erwärmung über 30° C. geschädigt und reagiren nicht mehr. Da jedoch ein offener Tropfen beim Erwärmen stark verdampft, so wirkt diese Versuchsanordnung leicht durch Erhöhung der Koncentration des Mediums schädlich.

Was nun die *Größe des Zellabstandes* angeht, von dem aus *Näherung der Zellen zu beobachten war*, so ergab sich zunächst eine *absolute obere Grenze*, welche nicht überschritten wurde; dieser maximale Abstand betrug 60 Mikromillimeter.

Doch gilt diese Größe nicht für alle Zellen als obere Grenze; sondern bei kleinen Zellen von 30—50 μ Größe ist die obere Grenze maximalen Zellabstandes, von dem aus noch direkte Zellnäherung stattfand, die ich daher als »*maximalen Näherungsabstand*« bezeichnen will, viel geringer; sie erreichte nur äußerst selten die Größe des Durchmessers der betreffenden Zelle und betrug meist nur das Maß des Radius unserer, wie erwähnt, annähernd runden Zellen.

Trotz dieser, an kleinen Zellen von 30—80 μ beobachteten Beziehung zwischen der Größe des Näherungsabstandes und der Zellgröße galt die feste obere Grenze von 60 μ auch für Zellen von mehrmals größerem Radius als 60 μ; es ergab sich anscheinend sogar, dass bei weiterer Zunahme der Zellgröße der Näherungsabstand sich verkleinerte. Dies sah ich an Zellen von 100—700 μ Durchmesser. Zwischen ganzen Froscheiern, welche allerdings noch von der Dotterhaut umhüllt waren, konnte ich gar keine Näherungswirkungen wahrnehmen. Die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen an großen Zellen haben jedoch dadurch geringeren Werth, dass sie erst gegen Ende der kurzen Laichperiode gemacht wurden; sie bedürfen daher der Wiederholung am Anfange einer normalen Laichperiode.

### 2. Verhalten dreier in Näherungsabstand befindlicher Furchungszellen zu einander.

Von drei Zellen verräth gewöhnlich eine Zelle größere Beweglichkeit als die anderen. Auf ihre Mitte wurde der Drehungsmittelpunkt des mit einem Ocularmikrometer versehenen Goniometeroculars eingestellt, und mit Hilfe dieser Instrumente das Verhalten der Zellen zu einander gemessen, eine Methode, die allerdings noch Manches zu wünschen übrig lässt.

Manchmal näherte sich die beweglichste Zelle auf direktem Wege einer der beiden anderen Zellen, mit oder ohne Entgegenkommen dieser; und zwar geschah diese Näherung nicht immer zwischen den von vorn herein einander nächsten, sondern manchmal auch zwischen den entfernteren von beiden Zellen. Erst nach der Vereinigung mit dieser fand dann in einigen Fällen eine Näherung zwischen diesem Zellpaar und der dritten Zelle statt.

In anderen Fällen bewegte sich der Mittelpunkt der eingestellten Zelle zunächst nach keiner von beiden anderen Zellen direkt, sondern die Bewegung erfolgte in einer mittleren, zwischen den beiden direkten Verbindungslinien gelegenen Richtung, um erst allmählich sich mehr einer von beiden Zellen zuzuwenden und zur Vereinigung mit ihr zu führen, wie es die markirten Stellungen des Mittelpunktes der mittleren Zelle in Fig. II andeuten.

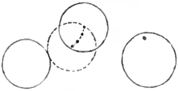


Fig. II.

### 3. Verhalten von Zellkomplexen zu einander und zu einzelnen Zellen.

Auch Komplexe von mehreren Zellen nähern sich einander. Wenn man zwei Komplexe, von denen jeder aus drei in einer geraden Linie aufgereihten und an einander abgeplatteten Zellen besteht, im Abstand von nicht viel über einen halben Zelldurchmesser fast parallel neben einander legt, so kann man manchmal sehen, dass solche Komplexe nach einer Seite hin mit den Enden sich nähern und so allmählich zur Berührung gelangen (s. Fig. III). Bei diesen Komplexen springen also die Endzellen stark vor.

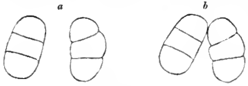


Fig. III.

Auch zwischen Zellkomplexen, deren Zellen noch gesondert sich vorwölben und in ihrer Nähe liegenden einzelnen Zellen wurde Näherung beobachtet, wobei entweder die Zelle dem Komplexe oder ein kleiner Komplex von 3—4 Zellen sich einer einzelnen Zelle oder beide einander näherten.

Größere Komplexe von sechs und mehr Zellen näherten sich als Ganze nicht, selbst nicht bei einem Abstand bloß von Näherungsdistanz der einzelnen Zellen. Aber einige der in Näherungsabstand befindlichen Zellen zweier solcher Komplexe näherten sich manchmal einander durch stärkere Vorwölbung der betreffenden Zellen und unter theilweiser Loslösung aus dem Komplexe. Die zwischen Zellkomplexen stattfindende Näherung ist also keineswegs den Massen derselben proportional und stellt somit auch keine Massenwirkung der Komplexe auf einander dar; sondern sie erscheint von Zellen der einander zugewendeten Oberflächen der Komplexe hervorgebracht.

Zwischen Zellkomplexen, deren Zellen so dicht zusammengeschlossen waren, dass die einzelnen Zellen nicht mehr über das möglichst wenig gekrümmte, annähernd kugelige oder elliptische Gesammtniveau des Komplexes vorsprangen, die ich daher als »geschlossene Komplexe« bezeichnen will, konnten Näherungen nicht beobachtet werden, eben so nicht zwischen ihnen und naheliegenden einzelnen Zellen. Diese Beobachtung bedarf jedoch der Kontrolle an frischem Materiale vom Anfang der Laichperiode. Wenn sie sich da bestätigt, würde sie von großer Bedeutung sein.

### 4. Verhalten vieler isolirter Zellen zu einander.

Liegen mehrere, z. B. 5—7 einzelne Zellen einander so nahe, dass immer die einander benachbarten Zellen sich in Näherungsdistanz befinden, so kommt es vor, dass alle mit einander ein System von Näherungswirkungen bilden, derart, dass die einander nächsten oder auch etwas mehr von einander entferntere sich zuerst mit einander vereinen; wonach dann wieder Vereinigung mit anderen noch einzeln liegenden Zellen oder mit zwei- und dreizelligen Gruppen stattfinden, bis schließlich alle die anfänglich getrennten Zellen einen einzigen Komplex bilden; an diesem gehen dann mannigfache Umgestaltungen und Umordnungen der Zellen vor sich, die den Gegenstand des nächsten Beitrages bilden werden.

Es ist eine in besonderem Maße von dem Cytotropismus überzeugende Beobachtung, wenn man sieht, wie aus einer Anzahl von zerstreut liegenden Zellen bei vollkommener äußerer Ruhe schließlich ein einheitlicher Komplex eng verbundener Zellen hervorgeht. Oft schon glaubt man eine oder einige Zellen würden für sich abseits liegen bleiben; aber nach einer halben oder ganzen Stunde sind auch sie mit herangekommen und haben sich unter Vermittelung anderer dazwischen liegender Zellen, die ihre Lage geändert hatten, noch mit dem früher gebildeten Komplexe vereint.

### 5. Umwandlung der Furchungszellen zu Amöben.

Gegen Ende der Laichperiode oder nach bereits mehrere Stunden bestehender Trennung der Furchungszellen wurde einige Mal beobachtet, dass die Zellen hochgradig amöboid wurden, ihre Gestalt rasch auf die mannigfachste Weise änderten ohne am Boden fixirt zu sein und dabei weit herum wanderten. Auf solchen Wanderungen näherten sich benachbarte Zellen auch gelegentlich in direkter, meist aber nur in schiefer Richtung einander; doch obgleich dabei oft Fortsätze beider Zellen bis fast oder ganz zur Berührung einander genähert wurden, liefen die Zellen an einander vorbei, als gingen sie sich gar nichts an.

In diesem eben erwähnten Stadium verhalten sich die isolirten Furchungszellen also wie selbständige Amöben; und es ist keine Zusammengehörigkeit unter ihnen mehr wahrzunehmen, indem weder eine Neigung erkennbar wird, sich einander zu

nähern, noch nach zufälliger Berührung sich weiterhin mit einander zu vereinigen; welch letzteres sonst ziemlich allgemein geschieht.

### 6. Negativer Cytotropismus.

Schließlich wurden auch Vorgänge wahrgenommen, die man im Gegensatz zu den bisher mitgetheilten als negativen Cytotropismus aufzufassen geneigt sein kann. Dieselben boten sich in dreierlei Weise dar.

Erstens entfernten manchmal zwei rundliche, in punktueller Berührung befindliche Zellen sich ein wenig, 1—2 μ von einander, so dass also ein mit dem Medium erfüllter Spaltraum zwischen ihnen gebildet wurde, der danach erhalten blieb. Dabei rundeten sich beide oder eine von beiden Zellen; die Bildung eines kleinen Abstandes erfolgte in direkter Richtung, also in der mittleren Verbindungsrichtung beider Zellen. Das gleiche Verhalten wurde auch an Zellen beobachtet, welche sich soeben erst bis zur Berührung einander genähert hatten.

Zweitens wurde manchmal an der Berührungsstelle der Zellen eine hyaline aber doch bröckelige Substanz ausgeschieden, mit deren Zunahme der übrigens stets sehr klein bleibende Zwischenraum der Zellen sich natürlich vergrößerte. Eine dritte Art der Entfernung bestand darin, dass von zwei einander nahen oder sich berührenden Zellen die eine sich von der anderen weit entfernte, sei es unter Bildung besonderer Pseudopodien, sei es ohne solche. Diese Entfernung erfolgte aber meist nicht in der mittleren Verbindungslinie beider Zellen, also nicht in direkter Richtung.

Es muss vorläufig zweifelhaft scheinen und weiteren Untersuchungen zu ermitteln vorbehalten bleiben, ob diese Erscheinungen wirklich Vorgänge darstellen, welche als »negativer Cytotropismus« zu deuten sind.

(Schluss folgt.)

# Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration.

Von

**Prof. Dr. Ribbert.**

Mit einem Abschnitt über die Regeneration der Niere
von **Dr. Peipers**, zweitem Assistenten.

(Aus dem pathologischen Institut der Universität Zürich.)

Mit Tafel IV.

## 1. Die kompensatorische Hypertrophie der Geschlechtsdrüsen.

In VIRCHOW's Archiv, Bd. 120, habe ich eine experimentelle Untersuchung über die kompensatorische Hypertrophie der Geschlechtsdrüsen veröffentlicht. Ich zeigte, dass bei jugendlichen Thieren nach Exstirpation des einen Hodens eine kompensatorische Vergrößerung des anderen eintritt und legte ferner dar, dass die Beobachtungen NOTHNAGEL's[1], der zu entgegengesetzten Ergebnissen gelangt war, auch anders, als er gethan hat, gedeutet werden können und dass dann auch aus seinen Versuchen eine kompensatorische Hypertrophie in unzweideutiger Weise resultirt. Ich konnte endlich über zwei Fälle vom Menschen berichten, die zu demselben Schlusse berechtigten.

Meine Experimente, die sich mit dem gleichen Ergebnis auch auf die Mammae erstreckten, waren so exakt durchgeführt, dass ich erwartete, sie würden bei Diskussionen über die Frage der kompensatorischen Hypertrophie nicht bei Seite gelassen werden. Indessen wurden meine Mittheilungen zwar von mehreren Seiten in zustimmendem Sinne besprochen, von anderen dagegen nicht berücksichtigt, also offenbar nicht für beweisend gehalten.

ORTH spricht in seinem Lehrbuch der speciellen pathologischen Anatomie zunächst davon, dass bei kongenitaler Aplasie des einen Hodens eine Vergrößerung des anderen vorkommt und führt dann

[1] Zeitschr. für klin. Med., Bd. 11.

fort: »Dagegen ist eine im extra-uterinen Leben auftretende kompensatorische Hypertrophie jedenfalls ein sehr seltenes Ereignis, wenn auch nach neueren Mittheilungen von Ribbert nicht an seinem Vorkommen zu zweifeln ist. Derselbe meint auch experimentell eine kompensatorische Hypertrophie erzeugt zu haben.« In einer Anmerkung macht Orth sodann über meine Resultate einige kurze Angaben und bespricht im Gegensatz zu Nothnagel die Frage, auf welchem Wege die Vergrößerung zu Stande kommt.

Beneke[1] äußert sich folgendermaßen: »Kompensatorische wie funktionelle Hypertrophie kommt sicher vor; erstere ist nicht nur von Ribbert experimentell erwiesen (seinen Anschauungen über die gegentheilige Ansicht Nothnagel's schließen wir uns an), sondern auch wiederholt bei einseitigem Hodendefekt gesehen worden; auch Verf. konnte einen solchen Fall beobachten«.

Roux[2] verwerthete außer anderen Thatsachen auch die von mir gefundenen um hervorzuheben, dass seiner Meinung nach eine größere Einheitlichkeit unter den Theilen des Organismus besteht, als wir gegenwärtig zu verstehen im Stande sind und Barfurth[3] bezeichnete meine Versuche als entwickelungsmechanisch bedeutsam.

Auf der anderen Seite hat Ziegler[4] in seiner Abhandlung über die Ursachen pathologischer Gewebsneubildungen der von Samuel gegebenen Erklärung der Hodenhypertrophie aus gesteigerten nervösen Antrieben entgegengehalten, »dass aus den bisherigen klinischen und experimentellen Beobachtungen das Vorkommen einer kompensatorischen Hodenhypertrophie nicht hervorgeht«.

Derselben Ansicht hat auch Nothnagel neuerdings wiederum in seinem auf dem internationalen Kongress in Rom gehaltenen Vortrage Ausdruck gegeben. Er sagt: »Nach der Exstirpation oder Atrophie eines Testikels tritt keine Hypertrophie des anderen ein.« Nun hat er aber neue Versuche nicht gemacht und seine früheren sind, wie ich gezeigt habe, nicht beweiskräftig in seinem Sinne, sondern nur in dem meinigen. Es sind denn auch mehr Überlegungen allgemeiner Art, die ihn zu jenem Ausspruch bestimmen. Er führt aus, dass von einer teleologischen Auffassung der kompensatorischen Vergrößerungen nicht die Rede sein darf. Jede Hyper-

---

[1] Klinisches Handbuch der Harn- und Geschlechtsorgane, I. Abth., 1894.

[2] Die Entwickelungsmechanik der Organismen, Festrede, 1890.

[3] Über den jetzigen Stand der Regenerationslehre, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, 1892.

[4] Internationale Festschrift für Virchow, Bd. II.

trophie tritt desshalb ein, weil sie in Folge der gegebenen, bei paarigen Drüsen durch Wegnahme des einen Organs entstehenden Bedingungen, nothwendig, gesetzmäßig zu Stande kommen müsse. Das ist gewiss richtig, schließt aber die kompensatorische Vergrößerung des Testikels nicht aus. Denn wenn sie überhaupt, wie ich gezeigt habe, eintritt, so wird sie ebenfalls nach bestimmten Gesetzen und mit Nothwendigkeit entstehen. Nun sind wir hier allerdings nicht in der Lage, den Zusammenhang der Erscheinungen auch nur so weit aufzuklären, wie es bei der Niere möglich ist, bei welcher die Anhäufung harnfähiger Substanzen im Blut den funktionellen, zur Hypertrophie führenden Reiz für das restirende Organ abgiebt. Aber die Unkenntnis des Zusammenhanges beweist nichts gegen die Nothwendigkeit des Geschehens. Die Thatsachen müssen auch hier den Ausschlag geben.

Da also meine früheren Versuche keine allseitige Anerkennung gefunden haben, so hielt ich mich bei der Wichtigkeit der Frage für verpflichtet, auf den Gegenstand zurückzukommen, nicht weil ich mich selbst von Neuem überzeugen, sondern weil ich auf Grund wiederholter Experimente noch einmal für das Vorkommen einer kompensatorischen Hypertrophie von Hoden und Mamma eintreten wollte. Ich verfuhr aus Gründen, die ich damals aus einander setzte, wiederum so, dass ich jedes Mal nicht nur ein einziges Thier, sondern zwei von gleichem Wurf benutzte und dem einen von ihnen einen Hoden resp. die meisten Mammae exstirpirte. Nach Monaten wurden dann die Drüsen des operirten und des Kontrollthieres herausgeschnitten und verglichen, selbstverständlich unter Berücksichtigung der Gewichte der Thiere.

Ich gehe nun ohne weitere Vorbemerkungen zur Mittheilung meiner Versuche über.

## A. Versuche über die kompensatorische Hypertrophie der Hoden.

a) Am 11. Mai 1893 operirte ich von zwei jungen männlichen Kaninchen das eine, indem ich ihm den linken Hoden herausschnitt. Am 22. December, also nach mehr als 7 Monaten, entfernte ich die rechte Drüse und beide des Kontrollthieres. Letzteres hatte ein Gewicht von 2005 g, ersteres von 2150 g. Die Hoden des Kontrollthieres wogen zusammen 3,94, einzeln also 1,97 g, der rechte des Hauptthieres 3,05 g, also 1,08 g mehr. Der geringe Größenunterschied der Thiere bedingt keine nennenswerthe Änderung dieses Resultates.

b) Ebenso verfuhr ich bei zwei anderen Kaninchen. Nach dem gleichen Zeitraum fand ich als Gewicht des operirten Thieres 1850 g, des Kontrollthieres 1910 g. Der Hoden des ersteren wog 1,6 g, die beiden des letzteren zusammen 1,7 g, also einzeln 0,85 g, demnach 0,75 g weniger als der des operirten Thieres.

c) Der dritte Versuch wurde an Kaninchen in gleicher Weise angestellt. Das Hauptthier wog 1660, sein Hoden 1,35 g, das Kontrollthier 2180, seine beiden Hoden waren 1,55 resp. 1,65 g schwer. Hier schien demnach auf den ersten Blick die kompensatorische Vergrößerung zu fehlen. Allein das operirte Thier war kleiner und wog ein Viertel weniger als das andere, es war daher, ohne erkennbar krank zu sein, erheblich im Wachsthum zurückgeblieben. Da nun aber die Größe des Hodens, vorausgesetzt, dass die Thiere aus demselben Wurfe stammen, somit gleich alt sind und auf gleiche Weise ernährt wurden, dem Körpergewicht ungefähr proportional sein wird, so lässt sich dieser Versuch nur bei Berechnung der Hodengröße auf gleiches Gewicht der Thiere verwerthen. Unter diesen Umständen würde sich für den Hoden des operirten Thieres ein Gewicht von 1,77 g ergeben, gegen 1,6 g Durchschnittsgewicht der Hoden des Kontrollthieres.

Zu den folgenden vier Versuchen dienten Meerschweinchen.

d) Die beiden ersten lebten 7 Monate nach dem Eingriff. Das operirte Thier wog 618 g, der Hoden 2,1, das Kontrollthier 510 g, die Hoden zusammen 2,6, einzeln also 1,3 g. Der Gewichtsunterschied der Thiere kann das Resultat nicht wesentlich ändern.

e) Auch in diesem fünften Versuche lebten die Thiere ca. 7 Monate. Das Hauptthier wog 670 g, der Hoden 2,0, das Kontrollthier 690 g, die Hoden zusammen 3,58, einzeln demnach 1,79.

f) Die beiden Meerschweinchen lebten nach der Operation noch 3 Monate und 13 Tage. Beide hatten ungefähr das gleiche Gewicht von ca. 500 g. Sie waren jünger als die zu den beiden vorhergehenden Versuchen benutzten. Die Hoden des Kontrollthieres wogen zusammen 2,82, einzeln also 1,41, der des anderen Thieres 1,95, demnach 0,54 g mehr. Auch die Nebenhoden zeigten verschiedenes Gewicht 0,38 : 0,25 g.

g) Die beiden Thiere lebten $2^3/_4$ Monat. Das operirte wog 560 g, das andere 510 g. Der Hoden des ersteren hatte ein Gewicht von 3,75 g, die des Kontrollthieres zusammen von 4,5, einzeln somit von 2,25 g. Die Nebenhoden wogen 0,45 resp. 0,25 g. Die Thiere waren älter als die vorhergehenden.

Diese sieben, oder wenn man den dritten als unsicher ausschalten will, diese sechs Versuche haben also übereinstimmend das Resultat ergeben, dass der restirende Hoden vergrößert war. Addire ich sie zu den früheren 10 Experimenten meiner ersten Mittheilung, so verfüge ich über 16 resp. 17 Versuche mit positivem Ergebnis. Ich bemerke ausdrücklich, wenn es auch selbstverständlich ist, dass ich daneben keine negativen Resultate hatte. Zieht man nun ferner in Betracht, dass auch aus NOTHNAGEL's Zahlen sich eine Hypertrophie ergiebt und bedenkt man weiter, dass auch beim Menschen mehrere gleichlautende Beobachtungen vorliegen, so wird man die kompensatorische Hypertrophie der Hoden als erwiesen ansehen müssen.

### B. Versuche über die kompensatorische Hypertrophie der Mamma.

Gleichzeitig mit den Experimenten über den Hoden stellte ich solche an, welche sich auf die Mamma bezogen. Ich benutzte fünf ca. 2 Monate alte weibliche Kaninchen desselben Wurfes und exstirpirte ihnen mit Ausnahme eines als Kontrollthier dienenden je 5 Mammaanlagen, so dass die vorderste rechte übrig blieb. Man muss dabei möglichst ausgiebig verfahren, da anderenfalls von etwa restirenden Theilen eine lebhafte Regeneration erfolgt und das Resultat trübt. Ich glaubte auf diese Weise alle Mammae bis auf eine entfernt zu haben, fand aber später, dass ich die beiden vordersten übersehen hatte, so dass ich statt $^{5}/_{6}$ nur $^{5}/_{8}$ der Drüsensubstanz ausgeschnitten hatte. Immerhin war auch so mehr als die Hälfte, also mehr als bei den Hoden herausgenommen. Diese Thatsache kam mir aber erst bei Untersuchung des vierten Thieres zum Bewusstsein, während ich bei den ersten drei Kaninchen nicht darauf aufmerksam geworden war.

Die Operation wurde am 30. Oktober 1893 vorgenommen. Am 28. Februar 1894 legte ich die eine Mamma eines operirten Thieres frei und verglich sie mit einer gleichfalls freigelegten eines Kontrollthieres. Ich fand noch keinen sehr in die Augen fallenden Unterschied, jedoch schien mir die Drüse des operirten Thieres dichter und etwas dicker. Die Wunden wurden dann wieder geschlossen. Am 13. April, also nach $5^{1}/_{2}$ Monaten, exstirpirte ich bei einem operirten Thiere die eine restirende Mamma. Sie maß $6^{1}/_{2}$ zu $3^{4}/_{5}$ cm im Durchmesser und ihre Drüsenläppchen waren sehr leicht zu sehen. Die des Kontrollthieres hatten einen Durchmesser von $5^{3}/_{4}$ : $3^{1}/_{2}$ cm

(die Mammae der Kaninchen sind in der Längsrichtung des Körpers oval) und ließen sich nur schwer wahrnehmen. Die mikroskopische Untersuchung stellte fest, dass es noch nirgendwo zur Entwickelung von Gruppen von Acinis gekommen war, sondern dass die Ausführungsgänge an ihren Enden nur kolbenförmige Auswüchse besaßen. Zwischen den beiden Objekten bestand aber ein deutlicher Unterschied. Bei dem operirten Thiere fanden sich durchschnittlich zwölf, bei dem anderen drei bis fünf solcher Sprossen. Die geringere Entwickelung des Drüsengewebes bei letzterem war also ausgesprochen.

Das zweite Thier wurde am 15. Mai vorgenommen. Auch bei ihm fanden sich die gleichen makroskopischen Unterschiede wie im ersten Fall. Mikroskopisch wurde auch hier eine viel ausgedehntere Entwickelung von Gängen und eine reichlichere Kolbenbildung nachgewiesen, die vielfach bis zur Bildung acinöser Gruppen vorgeschritten war.

Das dritte Thier zeigte keine Zunahme, sondern im Gegentheil eine ungewöhnlich geringe Entwickelung seiner Mamma. Auch die Mammilla, die in den anderen Versuchen gleichfalls größer war, hatte einen geringeren Umfang. Dieser Versuch fiel also aus nicht erkennbaren Gründen negativ aus.

Besonders maßgebend war aber der vierte Versuch. Zu dem hier in Betracht kommenden Kaninchen hatte ich ein Männchen setzen lassen, es wurde trächtig und warf am 19. Mai nahezu ausgetragene Junge. Kurz nach der Geburt, noch ehe die Mamma funktionirt hatte, wurde sie untersucht. Nun war es leider nicht gelungen, auch das Kontrollthier belegen zu lassen, so dass mir kein Vergleich mit einem Kaninchen desselben Wurfes möglich war. Ich benutzte desshalb zur Kontrolle ein ungefähr ebenso großes Kaninchen, welches fast zur gleichen Zeit ebenfalls beinahe ausgetragene, rasch sterbende Junge warf. Außerdem hatte ich bei früheren Gelegenheiten mehrere Male die Maße von Brustdrüsen mittelgroßer säugender Thiere festgestellt. Das Resultat des Vergleichs war nun prägnant. Bei beiden Thieren wurden die zweiten rechten Mammae untersucht. Bei dem operirten Thiere war die Gegend der Mamma in auffallender Weise vorgewölbt, wie man es sonst niemals sieht. Die Prominenz betrug fast 5 mm. Die Drüse maß 9 : 5 cm, bei dem Kontrollthiere 7 : 5 cm. Auch bei früheren Messungen normaler Mammae hatte sich ein Größendurchschnitt von 7 : 5 cm ergeben. Diese Zahlen können bei mittelgroßen Thieren

übrigens schon desshalb nicht wohl andere sein, weil die Organe mit ihren oberen und unteren Enden einander berühren. Die Prominenz der Mamma des Kontrollthieres war viel geringer, so dass der Unterschied aufs deutlichste hervortrat. Das frisch herausgeschnittene hypertrophische Organ hatte eine Dicke von reichlich 3 mm, das normale von nicht ganz $1^1/_2$ mm. An den in Alkohol gehärteten Drüsen war natürlich durch Schrumpfung eine Verminderung der Maße zu Stande gekommen, die aber beide Organe in gleicher Weise betraf. Senkrechte Schnitte ergaben unter Abrechnung der im mikroskopischen Präparat leicht sichtbaren beiderseitigen bindegeweblichen Hülle für die hypertrophische Mamma eine Dicke von $1-1^1/_2$, für die andere von ca. $^1/_2$ mm. Die einzelnen Drüsenläppchen der beiden Organe unterschieden sich an Umfang nicht wesentlich, so dass also die Vergrößerung der Drüse auf einer Vermehrung der Läppchen beruhen musste, wie sich am besten an senkrechten Schnitten erkennen ließ. In ihnen zeigte sich, dass bei der vergrößerten Drüse vielfach drei Läppchen, meist aber zwei über einander lagen, während bei dem Kontrollthier oft nur eines vorhanden war, oder höchstens zwei in schräger Richtung über einander geschoben gefunden wurden. Die Zahl der Acini in der senkrechten Richtung, also in der Dicke der Schnitte, belief sich auf ca. 16, bei dem Kontrollthier auf höchstens 10. Nach den makroskopischen Maßen hätte man hier eine größere Differenz erwarten können, allein es ist zu bedenken, dass ein Theil der Volumszunahme des hypertrophischen Organs auch auf eine stärkere Füllung der Acini zurückzuführen war. Ihr Epithel war dem entsprechend stärker abgeplattet.

Auch in meiner ersten Mittheilung hatte ich in einem Falle trächtige Kaninchen benutzt und gefunden, dass die leicht nachweisbare Hypertrophie auf einer Vergrößerung der Drüsenläppchen und der Acini beruhte. Aber ich hatte dort an den bereits kurze Zeit trächtigen Thieren operirt, also an den ausgebildeten Mammae, hier dagegen an jungen Kaninchen. Es ist leicht verständlich und stimmt mit den ersten beiden Versuchen überein, dass in diesem Falle eine Vermehrung der Drüsenläppchen zu Stande kam.

Also auch bei den Mammae ergab sich in Übereinstimmung mit meinen früheren Versuchen in drei unter vier Fällen eine kompensatorische Hypertrophie, die auf einer Hyperplasie, auf einer Vermehrung der Drüsenbestandtheile beruht.

### 2. Untersuchungen über Regeneration.

Die bisherigen Beobachtungen über die Regeneration drüsiger Organe nach Verletzungen, insbesondere diejenigen, welche über die Leber, die Speicheldrüsen und das Pankreas mitgetheilt wurden, haben unter Anderem das Resultat ergeben, dass die Zellen des eigentlichen Parenchyms, die funktionirenden Elemente, zwar im Anfang eine nicht selten lebhafte Vermehrung zeigen können, dass sie aber an der definitiven Neubildung von Gewebe, wenn wir hier zunächst die unten zu besprechende kompensatorische Vergrößerung der restirenden Theile außer Betracht lassen, weniger betheiligt sind, als die Epithelien der feineren Ausführungsgänge. Podwyssozki hat hierauf in einer zusammenfassenden Besprechung der Regeneration hingewiesen[1]. Das Ergebnis schien mir aus noch zu erörternden Gründen von besonderer Bedeutung und seine Ergänzung durch weitere Untersuchungen wünschenswerth. Ich veranlasste desshalb Herrn Dr. Peipers, der im nachfolgenden Abschnitt seine Befunde beschreiben wird, die Regenerationsfähigkeit der Marksubstanz der Niere im Vergleich zur Rinde zu prüfen. Ich selbst machte aufs Neue Versuche über den Wiederersatz der Speicheldrüse des Kaninchens.

#### a) Beiträge zur Regeneration der Niere.

Von **Dr. Peipers.**

Unter den experimentellen Untersuchungen über die Regeneration der Drüsengewebe von Podwyssozki erschien im Jahre 1887 in Ziegler's Beiträgen auch eine Arbeit über die Regeneration des Nierenepithels. Podwyssozki machte seine Studien an Ratten, Kaninchen und Meerschweinchen und theilt mit, dass bei den verschiedenen Thierarten ein Unterschied nur in der Intensität des Processes sich herausgestellt habe, wobei die Regeneration bei der Ratte am raschesten, beim Kaninchen am langsamsten vor sich gehe. Seine Versuche bestanden in Stich- oder Schnittwunden, oder im Ausschneiden kleinster oberflächlicher Stücke aus der Niere des lebenden Thieres. Die ersten Regenerationserscheinungen sah Podwyssozki nach 15, 36, 48 Stunden, je nach der Stärke des Reizes, dem Alter und der Art der Thiere auftreten. Bei kranken oder

[1] Fortschr. der Medicin, 1887, pag. 441.

schlecht genährten Thieren blieb die Regeneration aus. Die Regenerationsvorgänge sind nicht nur in der nächsten Umgebung der Wunde, sondern auch in einer gewissen Entfernung von derselben vorhanden. Diese Zone wird an Ausdehnung übertroffen von der hyperämischen Zone, woraus PODWYSSOZKI den Schluss zieht, dass vermehrte Zufuhr von Nährmaterial zur Regeneration nicht genügt. Die wuchernden Kerne findet er fast ausschließlich in den gewundenen Harnkanälchenepithelien, seltener in denen der Schleifen, der Kapsel, niemals an Kapillarendothelien auftreten. Je nach der Größe des Eingriffs schwankt die Dauer der Regeneration zwischen 3 und 20 Tagen. Der Wiederersatz des Verlorenen kommt auf zwei Arten zu Stande: In den ersten Tagen wird unmittelbar und rasch das Epithel ersetzt, das durch die veränderten Cirkulationsstörungen zu Grunde gegangen ist. Diesem Vorgang schreibt er den wesentlichen Antheil an der Heilung des Processes zu. Von geringerer Bedeutung ist das Sich-Vorschieben von Kanälchen in das lockere, an Stelle des Blutergusses getretene Bindegewebe. Regeneration ganzer Harnkanälchen kommt nicht vor, ebenso wenig diejenige von Glomerulis. Die Regeneration der Niere ist nach PODWYSSOZKI unvollkommener wie diejenige anderer Drüsen.

Auf Veranlassung von Herrn Professor RIBBERT wiederholte ich die experimentellen Untersuchungen beim Kaninchen, um festzustellen, ob sich ein Unterschied in der Regeneration von Rinden- und Marksubstanz herausstellen würde.

Die Methode der Untersuchung war folgende: Es wurden sowohl erwachsene wie junge Thiere untersucht. Nachdem die Niere freigelegt war, wurde mit einem schmalen Messer ein Stich entweder vertikal zur Oberfläche des Organs geführt, so dass Rinden- und Marksubstanz, und zwar letztere quer getroffen wurden, oder horizontal nur die Rinde dicht unter der Oberfläche eingestochen. Ferner wurden kleinste runde und länglich schmale Stücke oberflächlich herausgeschnitten. Dieselben Operationen wurden auch an Thieren ausgeführt, deren eine Niere nach Exstirpation der anderen kompensatorisch hypertrophirt war. Die Thiere wurden 3, 4, 5, 8 und 14 Tage nach dem Eingriff getödtet und die betreffenden Stellen der Niere, die makroskopisch oft durch lokale Hyperämie in der Umgebung, durch ausfüllendes Blutgerinnsel, bindegewebige Vernarbung oder partielle Nekrose deutlich zu erkennen waren, in FLEMMING'sche Lösung und Alkohol gebracht, in Celloidin eingebettet und mit Hämatoxylin-Eosin oder Hämalaun-Orange gefärbt.

Verfolgen wir die Vorgänge, wie sie auf einander folgen, zunächst im Allgemeinen, ohne auf einen speciellen Fall einzugehen, und zwar zunächst in der Marksubstanz.

Der Stich hat die geraden Harnkanälchen in der Marksubstanz meist quer, selten etwas schräg getroffen; durch Auseinanderweichen der Wundränder ist eine Lücke entstanden; in diese hat eine Blutung stattgefunden, welche die Lücke ausfüllt. Das unterhalb des Stiches, dem Nierenkelch zu gelegene Gewebe, verfällt der Nekrose, weil es nicht mehr ernährt wird. Der nekrotische Bezirk ist blutig durchtränkt. Die Epithelien der noch erhaltenen Kanälchen, insbesondere auf der dem nekrotischen Bezirk gegenüberliegenden Seite, beginnen zu wuchern und ersetzen so in erster Linie das Epithel, welches in den erhaltenen Kanälchen selbst etwa zu Grunde ging; dann dringen sie reihenweise in das ausfüllende Blutgerinnsel ein. Letzteres zerfällt feinkörnig oder schollig homogen. In die dadurch entstehenden Spalten und Hohlräume dringt das Epithel, den Schollen aufsitzend, ein und bildet so, je nachdem die Resorption der Ausfüllungsmasse mehr oder weniger schnell vor sich geht, größere und kleinere Cysten. Vom Rande her sprossen in die noch übrig bleibende Koagulationsmasse junge Gefäße und Bindegewebszellen, so dass die Lücke in kurzer Zeit geschlossen ist. Erst jetzt, wenn der bindegewebige Verschluss der Lücke zu Stande gekommen ist, scheint der wichtigste Regenerationsvorgang, die Bildung neuer Harnkanälchen, zu beginnen. Immerhin bleibt es unentschieden, ob wirklich die geraden Harnkanälchen erst jetzt als solche hineinwuchern, oder ob die vorher gebildeten cystösen Räume dadurch, dass sie vom Bindegewebe fester umschlossen werden, sich in Kanälchen umwandeln. Jedenfalls sieht man jetzt erst deutliche Kanälchen, die mit den geraden Harnkanälchen der Marksubstanz in unmittelbarem Zusammenhang stehen und tief in das neu gebildete Bindegewebe hineinragen.

Sehen wir zu, was unter denselben Bedingungen in der Rinde vor sich geht.

Auch hier ist durch Klaffen der Wundränder eine Lücke entstanden, die mit Blut ausgefüllt wird. War der Stich horizontal zur Nierenoberfläche geführt, so wird der Bezirk zwischen Stich und Oberfläche größtentheils nekrotisch. Wurde der Stich vertikal geführt, so ist dies nicht der Fall. In der Umgebung der Wunde beginnen die Epithelien ebenfalls zu wuchern und ersetzen zunächst die in den erhaltenen Harnkanälchen etwa degenerirten und aus-

gefallenen Epithelien; gleichzeitig wuchern sie in die geronnene, meist schon feinkörnig oder schollig homogen zerfallene Ausfüllungsmasse und kleiden allmählich die Spalten und Hohlräume aus. Vom Rande her dringen junge Gefäße und Bindegewebszellen ein und bringen so einen völligen Verschluss der Lücke zu Stande. In diesem jungen Bindegewebe sieht man dann cystenartige Hohlräume und harnkanälchenartige Gebilde liegen, die ein kurzcylindrisches Epithel haben, das demjenigen der geraden Harnkanälchen entspricht.

Nach dieser allgemeinen Übersicht wollen wir uns nun die Vorgänge im Einzelnen näher ansehen. Es sollen dabei nur die wichtigsten Stadien hier Berücksichtigung finden und nur wenige Präparate genauer beschrieben werden, die uns die wesentlichsten Stufen in der Entwickelung des Heilungsvorganges am deutlichsten zeigen.

Die drei ersten Präparate sind aus Schnitten der Marksubstanz ausgewählt. Die geraden Harnkanälchen sind in der Längsrichtung getroffen und quer durchtrennt. Durch Auseinanderweichen der Wundränder ist eine Lücke entstanden, die bei schwacher Vergrößerung durchschnittlich $^1/_4$—$^1/_2$ Gesichtsfeld in der Breite und 1—$1^1/_2$ Gesichtsfeld in der Länge einnimmt. In die Lücke hat eine Blutung stattgefunden. Der vom unteren Wundrand nach dem Nierenbecken zu sich erstreckende Bezirk ist theilweise nekrotisch und mit Blut durchtränkt.

Das erste Präparat stammt von einem halberwachsenen Thier. Es wurde nach drei Tagen getödtet. Die Lücke ist mit Blutgerinnsel ausgefüllt, das größtentheils feinkörnig oder schollig homogen zerfallen ist. Den Schollen aufsitzend wuchert das Epithel in die durch Zerfall und Resorption entstandenen Räume, kleidet sie aus und bildet am Rande zwei kleine Cysten. Das junge Epithel hat große, intensiv gefärbte Kerne, theilweise mit viel Chromatin und einzelnen Kerntheilungsfiguren. Diese Epithelwucherung ist an den dem nekrotischen Herd seitlich dicht anliegenden Harnkanälchen noch stärker, an den ihm gegenüber liegenden am stärksten. Hier ist schon bei schwacher Vergrößerung die Regenerationszone durch ihre dunklere Färbung gekennzeichnet. Sie umfasst bei schwacher Vergrößerung $1^1/_2$—2 Gesichtsfelder und wird von einer schmaleren hyperämischen Zone überragt. Die zahlreichen Kerntheilungsfiguren liegen selten dicht am Wundrand, häufiger um eine gewisse Strecke davon entfernt. In einem Schnitt zähle ich 25 Figuren.

Das zweite Präparat stammt von einem jungen Thier, das 4 Tage nach der Operation getödtet wurde. Die Lücke ist nur zur kleineren Hälfte mit homogenen Schollen ausgefüllt; diese sitzen in der größeren Masse der dem nekrotischen Herd entsprechenden Wand auf; kleinere haften zahlreich an dem übrigen Wundrand und sind vom Epithel der Harnkanälchen so umwuchert, dass sie wie kleine Polypen in den freigebliebenen Hohlraum vorragen und das Lumen der Harnkanälchen unmittelbar in den freigebliebenen Hohlraum überführen. An einem anderen Schnitt von demselben Objekt sind diese polypenartigen Vorsprünge so zahlreich und so langgestreckt, dass sie bis auf Weniges den ganzen Hohlraum ausfüllen (Fig. 1).

Das dritte Präparat stammt von einem jungen Thier, das 16 Tage nach der Stichverletzung getödtet wurde. Die Lücke ist durch zellreiches junges Bindegewebe fast geschlossen. In dieses dringen von vier Stellen die geraden Harnkanälchen ein; ein Kanälchen setzt sich als unmittelbare Fortsetzung eines geraden Harnkanälchens deutlich mit einem Lumen versehen bis in die Mitte des ausfüllenden jungen Bindegewebes fort (Fig. 2*a*). An mehreren Stellen sind solche hereinwuchernden Kanälchen schräg und quer getroffen und liegen als kleine Cysten mitten im Bindegewebe (Fig. 2*b*). Im Ganzen zähle ich solcher Hohlräume 12 im Schnitt. Überall ist das Epithel kurzcylindrisch vom Charakter desjenigen der geraden Harnkanälchen.

Vergleichen wir damit ungefähr entsprechende Stadien von Präparaten der Rindensubstanz.

In zwei Präparaten ist der Stich horizontal zur Oberfläche geführt, dadurch der Bezirk vom Stich bis zur Nierenoberfläche größtentheils nekrotisch geworden. Beim dritten Präparat wurde der Stich vertikal zur Oberfläche geführt; hier ist in Folge dessen keine Nekrose eingetreten. Die durch Auseinanderweichen der Wundränder entstandene Lücke misst bei schwacher Vergrößerung durchschnittlich $1/4$—$1/2$ Gesichtsfeld in der Breite und $1 1/2$—$2 1/2$ Gesichtsfeld in der Länge. Die Lücke ist durch Blutung ausgefüllt.

Das erste Präparat stammt von einem fast erwachsenen Thier, das 4 Tage nach der Stichverletzung getödtet worden ist. In der Umgebung des nekrotischen Herdes ist stellenweise starke Hyperämie vorhanden. Die Epithelkerne der Harnkanälchen dicht seitlich neben dem nekrotischen Herd sind groß, chromatinreich und zeigen

mehrfach Kerntheilungsfiguren. Diese Wucherungserscheinungen sind auf der dem nekrotischen Herd gegenüberliegenden Seite noch stärker ausgesprochen, insbesondere an den Stellen, wo die Markstrahlen angrenzen. Hier wuchert an drei Stellen das Epithel in die Ausfüllungsmasse, die im Wesentlichen aus feinkörnigem Blutgerinnsel besteht, hinein. Am Rande liegen vier kleine Cysten mit kurzcylindrischem Epithel, demjenigen der geraden Harnkanälchen entsprechend. In dem Epithel sind deutliche Kernfiguren vorhanden. Weiterhin liegen Kernfiguren unmittelbar am Defekt, selten nur eine kleine Strecke davon entfernt. In dem vorliegenden Präparat zählte ich zwölf deutliche Kerntheilungsfiguren.

Das zweite Präparat stammt von einem jungen Thier, welches 4 Tage nach der Operation getödtet wurde. Die Lücke ist mit körnigen Massen ausgefüllt. In dieser liegen zahlreich Epithelien, insbesondere am Rande dort, wo die quer getroffenen geraden Harnkanälchen liegen. Hier sind auch die meisten Kerntheilungsfiguren anzutreffen, wenngleich sie sich auch in den Epithelien der gewundenen Harnkanälchen vorfinden. Am Wundrande liegen fünf kleine Cysten. Das Epithel ist überall kurzcylindrisch wie dasjenige der geraden Harnkanälchen. An einer Cyste ist die unmittelbare Fortsetzung eines geraden Harnkanälchens in dieselbe zu sehen.

Das dritte Präparat stammt von einem jungen Thier, das 4 Tage nach der Operation getödtet wurde. Die Lücke ist fast um die Hälfte kleiner, als in den beiden vorhergehenden Präparaten; so lässt es sich verstehen, dass in der gleichen Zeit hier schon ein bindegewebiger Verschluss zu Stande kommen konnte. Das junge Bindegewebe ist sehr zellreich; in ihm liegen sechs mit Epithel ausgekleidete Hohlräume von der Größe eines kleinen Glomerulus und darunter. Das Epithel ist gleichfalls kurzcylindrisch vom Charakter desjenigen der geraden Harnkanälchen. An einem anderen Präparat, das der Schnittserie desselben Thieres entstammt, ist der unmittelbare Übergang eines geraden Harnkanälchens in eine solche Cyste zu erkennen (Fig. 3).

Spätere Stadien des Verlaufs der Heilung in der Rinde wollen wir uns an den früher erwähnten Ausschnitten der Rinde ansehen. Eines dieser Präparate stammt von einem jungen Thier, das 14 Tage nach der Operation getödtet wurde. Der Defekt, etwa ein Gesichtsfeld bei schwacher Vergrößerung einnehmend, ist durch Bindegewebe völlig geschlossen. Dasselbe ist noch mäßig zellreich;

in ihm liegen insbesondere am Rande dort, wo die Markstrahlen an den Wundrand anstoßen, vereinzelt auch in der Mitte, kleinere und größere Cysten und Harnkanälchen ähnliche, theils quer, theils längs getroffene Gebilde, die alle mit einem kurzcylindrischen Epithel ausgekleidet sind, das demjenigen der geraden Harnkanälchen entspricht. Eine unmittelbare Verbindung freilich mit geraden Harnkanälchen, wie wir dies in früheren Stadien deutlich sahen, lässt sich hier nicht nachweisen. Aber die völlige Übereinstimmung des kurzcylindrischen Epithels, das den Charakter desjenigen der geraden Harnkanälchen hat, lässt nach Analogie des an früheren Stadien Beobachteten mit Recht den Schluss zu, dass auch diese cystenartigen und harnkanälchenähnlichen Gebilde von den geraden Harnkanälchen der Markstrahlen ausgegangen sind, zumal sie fast stets in unmittelbarer Nähe oder in der Verlängerung angrenzender Markstrahlen liegen und zumal niemals beobachtet wurde, dass ein gewundenes Harnkanälchen sich in die Ausfüllungsmasse fortsetzte.

Stellen wir die in Rinde und Mark gefundenen Resultate zusammen, so ergiebt sich Folgendes:

Sowohl in der Mark- wie in der Rindensubstanz tritt als erster Heilungsvorgang eine Wucherung der an die Wunde angrenzenden Harnkanälchenepithelien auf. Aber schon diese Zellwucherung ist in der Rindensubstanz weniger ausgedehnt, nur auf die nächste Umgebung des Wundrandes beschränkt und am intensivsten in den Epithelien der an den Wundrand angrenzenden Markstrahlen vorhanden.

Als zweiten Heilungsvorgang sehen wir sowohl in der Rinden- wie in der Marksubstanz neugebildetes Epithel in die Ausfüllungsmasse eindringen. Dasselbe ist überall kurzcylindrisch und ahmt den Charakter des Epithels der geraden Harnkanälchen nach. In der Rinde bildet das Epithel Cysten und harnkanälchenartige Gebilde, deren unmittelbarer Zusammenhang mit geraden Harnkanälchen an einzelnen Stellen deutlich zu erkennen ist. In dem Mark bildet das Epithel gleichfalls Cysten, aber auch unverkennbare, mit dem Lumen der geraden Harnkanälchen unmittelbar in Verbindung stehende gerade neue Harnkanälchen. Besondere Beachtung verdient aber der Umstand, dass die Bildung der epithelialen Gebilde in der Rinde, so weit ich es beobachten konnte, nur von den geraden Harnkanälchen der Markstrahlen ausgeht und dass aus diesem Grunde, da ja die

Markstrahlen in der Rinde nur den kleineren Theil des Raumes einnehmen, die Regeneration weit weniger ausgedehnt sein muss, als in der Marksubstanz. Nur von Kanälchen der Markstrahlen sah ich in der Rinde wirklich unmittelbare Fortsetzungen in das junge Bindegewebe und zwischen die körnig und schollig zerfallenen Blutgerinnsel vordringen.

b) Beiträge zur Regeneration der Speicheldrüsen.

Bei seinen Untersuchungen über die Regeneration der Speicheldrüsen hat PODWYSSOZKI[1]) gefunden, dass nach Verletzungen zunächst eine lebhafte Vermehrung der eigentlichen Drüsenzellen eintritt, dass sich daran nach 5—6 Tagen eine Neubildung von Drüsensubstanz anschließt, die von den Ausführungsgängen und zwar von den sogenannten Schaltstücken ausgeht. Es bilden sich in das Bindegewebe der Wunde hinein verzweigte Gänge, die theils wieder einer regressiven Metamorphose verfallen, theils an ihren Enden sich in Drüsenalveolen umwandeln.

Es schien mir von Wichtigkeit, die Neubildungsvorgänge noch etwas genauer zu verfolgen, insbesondere ihren Umfang festzustellen. Während nun PODWYSSOZKI entweder Einschnitte machte oder kleinere Drüsentheile exstirpirte, glaubte ich besser zum Ziele zu kommen, indem ich größere Theile fortnahm. Desshalb verfuhr ich so, dass ich bei Kaninchen von der Submaxillaris die Hälfte oder noch mehr entfernte, indem ich sie mit der Schere quer durchschnitt. Die daran anschließende Blutung stillte sich leicht. Der Rest des Organs fiel in die Tiefe der Wunde zurück, war aber später, sofern eine stärkere Entzündung ausblieb, immer leicht wieder zu finden. Wenn nun 2—3 Wochen nach der Operation vergangen waren, so konnte man meist schon ohne Mühe bei bloßem Auge erkennen, dass sich an Stelle des entfernten Abschnittes neues Drüsengewebe gebildet hatte, welches sich von dem stehen gebliebenen Rest durch eine etwas rothere Farbe, leicht uneben-höckrige Beschaffenheit und tieferes Niveau deutlich abhob. Es blieb zwar an Volumen hinter dem des excidirten Stückes zurück, hatte dasselbe aber immerhin in einem Falle von dreiwöchentlicher Dauer nahezu erreicht. Es mussten also, wie sich mikroskopisch bestätigen ließ, lebhafte Regenerationsvorgänge Platz gegriffen haben.

[1]) ZIEGLER's Beiträge, Band 2.

Bei der Darstellung der histologischen Befunde gebe ich nur das wieder, was uns mit Rücksicht auf die Frage nach der Regenerationsfähigkeit des Epithels der Ausführungsgänge besonders interessirt. Ich sehe also ab von den durch Podwyssozki ausführlicher geschilderten Verhältnissen der ersten Tage nach der Operation und beginne gleich mit einem Präparate vom fünften Tage. Auf der Amputationsfläche hat sich eine dicke Lage zellreichen Granulationsgewebes, etwa von dem Umfange eines Drüsenläppchens, gebildet. In ihm liegt eine Gruppe rundlicher oder länglicher Drüsenräume, die mit Cylinderepithel ausgekleidet sind und durchschnittlich den Durchmesser mittelgroßer Ausführungsgänge besitzen. Die Gruppe ist einem durch die Schere angeschnittenen und gleichsam geöffneten Drüsenläppchen dicht angelagert und offenbar aus seinen Ausführungsgängen herausgewachsen. Dafür spricht einmal der Umstand, dass man die letzteren sich bis in die neugebildete Gruppe hinein verlängern sieht und zweitens die Übereinstimmung ihres Epithels mit dem der regenerirten Drüsengebilde.

In dem einem erwachsenen Kaninchen entnommenen Präparate vom siebenten Tage lagen die Verhältnisse noch günstiger. Hier fanden sich an ein verletztes Läppchen angrenzend ebenfalls neugebildete, mit Cylinderepithel ausgekleidete Drüsenräume, die meist im Längsdurchmesser getroffen waren und als ovale oder schlauchförmige Gebilde erschienen. Einzelne von ihnen, auf die verschiedenen Schnitte vertheilt, bildeten die direkte Verlängerung von Ausführungsgängen des Drüsenläppchens, so dass ein Hervorsprossen derselben in das junge Bindegewebe hinein klar erkannt werden konnte.

Bei einer 8 Tage nach der Operation herausgenommenen Speicheldrüse eines jungen Thieres fand sich das regenerirte Gewebe in drei Bezirke abgetheilt, welche neugebildeten Drüsenläppchen verglichen werden konnten. Zwei von ihnen hatten etwa die halbe Größe normaler Läppchen, das dritte blieb nur wenig hinter den letzteren an Umfang zurück. Jene beiden bestanden noch mindestens zur Hälfte aus einem zellreichen Bindegewebe. Darin eingelagert sah man Drüsenräume, die als runde, seltener als ovale oder schlauchförmige Gebilde getroffen waren, von denen die umfänglicheren deutliches Cylinderepithel besaßen und in der Hauptsache mit den Ausführungsgängen des normalen Organs übereinstimmten. Die kleineren fanden sich vorwiegend an der Peripherie der Läppchen, lagen hier gewöhnlich in Gruppen und näherten sich bereits dem

Aussehen normaler Acini. Sie enthielten ein kubisches Epithel, zeigten aber stets noch ein Lumen. Das umfangreichere dieser beiden kleinen Läppchen zerfiel wieder in sechs durch breitere Bindegewebszüge von einander getrennte Unterabtheilungen. Das dritte, größte Läppchen bestand noch etwa zu vier Fünfteln aus Bindesubstanz. In der Mitte fand sich ein weiter, verzweigter, mit Cylinderepithel ausgekleideter Gang. In der Peripherie, besonders an der dem normalen Gewebe zugekehrten Seite, lagen in kleinen Gruppen acinusähnliche neuentstandene Drüsengebilde, deren Epithel theils kurzcylindrisch, theils kubisch war.

In einem Präparate vom elften Tage war ein großes neues Läppchen vom Umfange eines normalen vorhanden. Es bestand etwa noch zu einem Viertel aus Bindegewebe, enthielt in seiner Mitte Ausführungsgänge und an seinem Rande eine ringsherum laufende Zone acinöser Räume. Nur das Vorhandensein eines Lumens und ihre regelmäßig runde Form unterschied diese Alveolen noch von normalen.

Ähnlich waren die Befunde in einem Präparat von 14 Tagen. Man sah ein neues, dreigetheiltes Läppchen mit peripheren Alveolen, die sich dem Aussehen normaler noch mehr näherten, als es im vorigen Objekt der Fall war.

Die ausgedehnteste Neubildung war in einem weiteren Falle drei Wochen nach der Operation zu Stande gekommen. Ich hatte von dem Organe mindestens fünf Sechstel entfernt und fand bei der Herausnahme wieder eine Drüse, die nur wenig kleiner war als bei der Amputation. Es hatte sich also der größte Theil des entfernten Gewebes regenerirt. Die mikroskopischen länglich ovalen Schnitte zeigten nur noch an einem Ende normales Drüsengewebe, der größte Theil war eingenommen von neugebildeten Läppchen, die ebenso groß oder kleiner als die normalen sich ähnlich wie in den vorhergehenden Präparaten zusammengesetzt erwiesen (Fig. 4). Sie bestanden also aus weiteren und engeren mit Cylinderepithel ausgekleideten Gängen, die zuweilen, wie in der Fig. 4 in baumförmiger Verästelung hervortraten und aus Alveolen, welche nicht selten die Enden der Röhren traubenförmig umgaben. Das Mengenverhältnis dieser beiden Bestandtheile wechselte. In manchen Läppchen sah man die Gänge nur in den mittleren Theilen, während die Peripherie von Alveolen eingenommen wurde, in anderen bemerkte man jene fast allein und nur spärliche Acini. Zwischen den epithelialen Gebilden fand sich ein noch reichlich entwickeltes jugendliches

zellreiches Bindegewebe mit Gefäßen. Breitere Bindegewebszüge trennten die in den verschiedenen Schnitten durchschnittlich in der Zahl sieben vorhandenen Läppchen von einander, jedoch nicht überall gleich scharf, so dass einzelne streckenweise in einander übergingen. Die neuen Alveolen boten bei starker Vergrößerung gewöhnlich noch einen kleinen Hohlraum und runde Form, manche aber ließen den Hohlraum nicht mehr deutlich erkennen und ihre Form war etwas unregelmäßiger, so dass sie sich im Aussehen den Alveolen der normalen Abschnitte näherten oder von ihnen nicht mehr zu unterscheiden waren.

### 3. Allgemeine Bemerkungen zur Regeneration und kompensatorischen Hypertrophie.

Die vorstehend beschriebenen Untersuchungen über die Regeneration der Niere und der Speicheldrüsen haben in Übereinstimmung mit den bereits bekannten Thatsachen ergeben, *dass der Wiederersatz in erster Linie ausgeht von den Epithelien der Ausführungsgänge*. Am besten ließ sich das bei den Speicheldrüsen zeigen, bei denen sich ganze neue Drüsenläppchen durch Wucherung der Ausführungsgänge bilden, an deren Enden dann nach Art der embryonalen Vorgänge die Acini entstehen. In der Niere sahen wir es dagegen niemals zur Regeneration aller Rindenbestandtheile aus geraden Harnkanälchen kommen, aber dass die letzteren weit lebhafter proliferiren als die gewundenen, trat aufs deutlichste hervor. Ja, es ist uns zweifelhaft geblieben, ob von den Tubuli contorti überhaupt die Bildung auch nur kleiner neuer Abschnitte zu Stande kommt, während wir bei den geraden Kanälchen einen theilweisen Wiederersatz leicht nachweisen konnten. Nun lässt sich die Niere freilich nicht in jeder Hinsicht mit anderen Drüsen vergleichen. Denn die neueren Untersuchungen haben es ja wahrscheinlich gemacht, dass die Marksubstanz der Niere und die Rinde aus getrennten Anlagen entstehen, so dass man auch nicht erwarten darf, dass die geraden Harnkanälchen zu gewundenen auswachsen können, da sie es auch im Verlauf der normalen Entwickelung nicht gethan haben.

Die Erklärung der Differenz des Regenerationsvermögens der eigentlichen funktionellen Elemente und der Ausführungsgänge dürfen wir nun wohl darin suchen, *dass die Epithelien der*

letzteren ein weniger differenzirtes Zellmaterial darstellen. PODWYSSOZKI[1]) hat die Unterschiede im Wiederersatz bei den verschiedenen Drüsen darauf bezogen, dass die weniger differenzirten Zellen, d. h. diejenigen, welche den gewöhnlichen Epithelien noch am nächsten stehen, wie die der MEIBOM'schen Drüsen, am raschesten und lebhaftesten proliferiren, während die komplicirteren, mehr differenzirten Zellen, wie die der Leber und Niere, weit dahinter zurückstehen. In ähnlichem Sinne können wir das auf die verschiedenen Elemente einer Drüse, auf die der Alveolen und der Ausführungsgänge anwenden. Die ersteren sind nur im Stande, Zellen ihrer Art, dagegen nicht auch alle anderen Drüsenbestandtheile zu bilden. Sie können also die Alveolen durch ihre Wucherung vergrößern, vielleicht auch neue entstehen lassen, aber es ist fraglich, ob auch die Bildung ausführender Kanäle von ihnen ausgehen kann. Wir haben keine in diesem Sinne verwerthbare Thatsache gefunden. Die Ausführungsgänge dagegen haben wir lebhaft wuchern sehen. Sie enthalten früh zahlreiche Mitosen, sie verlängern sich, wenn sie angeschnitten wurden, verzweigen sich baumförmig und an ihren Enden entstehen Alveolen, in denen die zunächst cylindrisch geformten Zellen sich in die kubischen funktionellen Elemente umwandeln.

Wir berühren damit auch die Frage der Metaplasie, in deren Bereich ja die Umwandlung der Cylinderzellen der Ausführungsgänge in Epithelien der Acini gehört. Eine solche Metamorphose würde nicht möglich sein, wenn die Zellen des erwachsenen Körpers alle eine ausgesprochene Specificität besäßen, wie es z. B. HANSEMANN[2]) annimmt. Aber in diesem Umfange dürfen wir uns die Differenzirung wohl nicht vorstellen. Wir haben ja auch noch andere Beispiele, die sich in demselben Sinne wie das der Drüsen verwerthen lassen. So stehen Perichondrium und Periost zum Knorpel und Knochen in einem ähnlichen Verhältnis wie die Epithelien der Ausführungsgänge zu denen der Alveolen. Bei Regenerationsvorgängen werden Knorpel und Knochen aus den Zellen des Perichondriums und Periostes neu gebildet. Letztere sind das weniger differenzirte Material. Wir können aber auch noch weiter gehen. Wenn die Knorpel- und Knochenhaut durch Differenzirung aus der

[1]) Fortschr. der Med., 1887.

[2]) Studien über die Specificität, den Altruismus und die Anaplasie der Zellen. Berlin 1893.

Bindesubstanz hervorgegangen ist, welche ohne weitere Specificirung zu unserem gewöhnlichen Bindegewebe wurde, so ist es erlaubt, in diesem die Substanz zu sehen, welche noch weniger als Perichondrium und Periost differenzirt ist und desshalb unter Umständen beides und damit auch Knorpel und Knochen aus sich hervorgehen lassen kann. So würden die hierher gehörigen pathologischen Thatsachen einer Erklärung zugängig sein.

Aber nur bis zu einer gewissen Grenze können wir in diesem Zurückführen der differenzirten Zellen unseres Körpers auf die weniger differenzirten gehen. Wenn wir uns die Entwickelung unter dem Bilde eines Baumes vorstellen, an welchem der Stamm und die Äste von immer weiter sich specificirenden Zellen gebildet wurden, so finden wir von diesem Baume im erwachsenen Körper nur noch die letzten Verzweigungen, während der Stamm und die größeren Äste verschwunden sind, da die weniger differenzirten Zellen allmählich durch Specificirung verloren gingen. Die letzten Verzweigungen hängen dann also nicht mehr durch die gemeinsamen Äste, aus denen sie sich entwickelten, zusammen, es führt keine Brücke mehr von einer Art zur anderen hinüber, Bindegewebe z. B. kann nicht mehr zu Epithel werden. Aber so weit die weniger differenzirten Zellen, aus denen andere Zellarten hervorgingen, noch vorhanden sind, oder, um mit Weismann zu reden, so weit noch Zellen existiren, welche die Determinanten derjenigen Elemente noch enthalten, welche unter normalen Verhältnissen aus ihnen hervorgehen, so weit ist auch eine Regeneration aus ungleichartigen Zellen und eine Metaplasie möglich. Ob diese freilich nur in aufsteigender Linie oder auch, wie man auf Grund pathologischer Beobachtungen vielfach annimmt, in absteigender Richtung stattfindet, mag hier unerörtert bleiben.

Kommen wir nun auf unser Thema der Drüsenregeneration zurück, so haben wir schließlich noch zwei Punkte zu berühren, welche das Verhältnis der Regeneration zur kompensatorischen Hypertrophie betreffen.

Zunächst wollen wir kurz die Betheiligung der einzelnen Drüsenbestandtheile an den beiden Vorgängen hervorheben. *Die Regeneration geht, wie wir sahen, in erster Linie von den Ausführungsgängen aus, die kompensatorische Volumszunahme ist dagegen eine Leistung der funktionellen Elemente.* Sie sind es, welche nach den über Niere und Leber vorliegenden Untersuchungen sich vermehren und an Umfang

zunehmen. So kommt eine Vergrößerung der Harnkanälchen und Leberacini zu Stande.

Eine zweite Beziehung zwischen **Regeneration** und **kompensatorischer Hypertrophie** besteht darin, dass, **je lebhafter der eine Vorgang in einem Organ auftritt, um so geringer der andere ist.** Freilich lässt sich diese Anschauung nur für einen Theil der Drüsen genügend begründen, da nicht alle nach beiden Richtungen ausreichend untersucht sind. Ein gutes Beispiel bieten Niere und Leber. In beiden Organen ist die Regeneration nicht besonders lebhaft, dagegen erreicht die kompensatorische Vergrößerung einen außerordentlich hohen Grad. Der Hoden lässt sich daran anreihen. Andererseits zeigt die Speicheldrüse nur geringe Neigung zur kompensatorischen Hypertrophie, deren Vorkommen in mäßigen Grenzen allerdings in einer unter meiner Leitung angefertigten Dissertation[1]) nachgewiesen wurde. Dagegen sind in ihr die Regenerationsvorgänge so weitgehend, wie vielleicht in keiner anderen Drüse.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel IV.

Fig. 1. Stück einer Stichverletzung der Marksubstanz mit querer Durchtrennung der geraden Harnkanälchen.

*a.* Zone der erhaltenen, nach der Nierenoberfläche gelegenen Harnkanälchen, von denen die Regeneration ausgeht.

*b—b.* Begrenzung des Wundrandes.

Das Blutgerinnsel sitzt nur noch an den wenigen in der Zeichnung dunkel gehaltenen Stellen dem Wundrande auf. Über diese schollig-homogen zerfallenen Massen ist das Epithel der geraden Harnkanälchen herübergewuchert und man sieht das Lumen der letzteren sich unmittelbar in den vom Epithel ausgekleideten Hohlraum fortsetzen.

Fig. 2. Stück einer Stichverletzung der Marksubstanz mit querer Durchtrennung der geraden Harnkanälchen.

*a.* Unmittelbare Fortsetzung eines geraden Harnkanälchens, das von dem der Nierenoberfläche zu gelegenen Wundrande (*c*) in das junge Bindegewebe (*d*) hineinwuchert.

1) Die kompensatorische Hypertrophie der Speicheldrüsen. Dissertation. Bonn 1888.

*b.* Cystöse Räume in dem Bindegewebe mit Epithel ausgekleidet. Neben diesen kleinere Querschnitte von geraden Harnkanälchen.

*d.* In das Bindegewebe wucherndes gerades Harnkanälchen, das im unteren Abschnitt schräg getroffen wurde, wesshalb das Lumen undeutlich ist.

*f.* Neugebildetes Harnkanälchen ohne direkte Verbindung mit dem zugehörigen regenerirenden geraden Harnkanälchen.

Fig. 3. Durch regenerative Wucherung eines geraden Harnkanälchens entstandener kleiner cystöser Hohlraum. Aus einem Defekt der Nierenrinde.

Fig. 4. Regenerirtes Drüsenläppchen der Submaxillaris des Kaninchens. 3 Wochen nach dem operativen Eingriff.

# Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaſsentheile (Polydaktylie) bei den Amphibien.

Von

**Dietrich Barfurth.**

[Aus dem vergleichend-anatomischen Institut der kaiserlichen Universität Jurjew (Dorpat).]

Hierzu Tafel V.

## 1. Einleitung.

Die nachfolgend mitzutheilenden Versuche bilden einen ersten kleinen Beitrag zur experimentellen Lösung der Fragen über die Entstehung von überschüssigen Gliedmaßen und Gliedmaßentheilen, sowie über die morphologische Bedeutung der »Polydaktylie«. Bei dem großen Interesse, welches gerade in der Gegenwart diesen Fragen entgegengebracht wird, ist es einigermaßen auffallend, dass der Weg des Experiments zur Entscheidung strittiger Punkte bisher nur von wenigen Forschern und meist ohne zielbewusstes Vorgehen beschritten worden ist. Das erklärt sich zum größten Theil wohl daraus, dass das geeignete Material zu diesen Versuchen nicht ohne Weiteres immer vorhanden ist und dass die Versuche selber sich über eine verhältnismäßig lange Zeitdauer erstrecken; denn die Gliedmaßen regeneriren nun einmal nicht so schnell. Selbst junge Amphibien brauchen zur Regeneration derselben 1—2 Monate; bei einem Proteus war nach einer Beobachtung von Goette (15, pag. 32) die Regeneration eines Beines erst $1^1/_2$ Jahre nach erfolgter Amputation eingetreten und nach Spallanzani ist ein volles Jahr nicht genügend, dass die regenerirten Knochen der Tritonen ihre natürliche Festigkeit erlangen (13a, pag. 18).

Die normale Regeneration der Extremitäten ist gerade bei Amphibien am meisten studirt worden, weil diese für solche Versuche

die einzig brauchbaren Objekte darbieten. Die ältere Litteratur darüber hat FRAISSE (13a, pag. 12 ff.) zusammengestellt. In der neuesten Zeit haben besonders GOETTE (15) und FRAISSE (13a) die Regeneration der Gliedmaßen bei den Amphibien eingehend behandelt. Ich werde auf diese Arbeiten noch öfter zurückkommen.

Für meine Zwecke kommen nun besonders gewisse »Monstrositäten« bei der Regeneration von Gliedmaßen in Betracht, die dem Gebiet der abnormen Regenerationserscheinungen angehören. Dieses Gebiet ist vorläufig noch eine terra incognita, wird aber nach meiner Ansicht für die indirekte, regenerative Entwickelung (ROUX) — und vielfach wohl auch für die direkte! — eine ähnliche theoretische Bedeutung erlangen, wie sie den »Missbildungen« jetzt schon für die Ontogenese beigemessen wird[1]).

Die ersten Beobachtungen über Monstrositäten bei der Regeneration von Gliedmaßen wurden schon von dem Altmeister der experimentellen Regeneration, SPALLANZANI, und seinem Freunde BONNET mitgetheilt (9, 1777, pag. 397). Bemerkenswerth sind besonders diejenigen Experimente von BONNET, in denen er die Hand eines Triton nicht, wie es gewöhnlich von den Experimentatoren geschah, der Quere nach amputirte, sondern der Länge nach spaltete oder schräg abschnitt. Er konstatirte auch bei den so operirten Händen entweder Regeneration der normalen Fingerzahl (4) oder auch überschüssiger Finger.

Im Jahre 1828 beschrieb VON SIEBOLD (24) in seiner Dissertation drei schwarze Tritonen (Triton cristatus), bei welchen ein einzelner Finger der Hand oder auch Zehen der hinteren Extremität in eigenthümlicher Weise gespalten waren. Er zeichnet diese Abnormitäten Fig. 20—24, und der Figurenerklärung — die Tafeln fehlen in dem mir zur Verfügung stehenden Exemplar seiner Dissertation — entnehme ich die Angabe, dass er an einem dem Knie entsprossenen Fußrudiment zwei Zehen fand (24, pag. 30).

Besonders interessant sind die Beobachtungen von DUMÉRIL (11), die ich später noch heranziehen will. An dieser Stelle begnüge ich mich mit der Reproduktion einer Stelle aus FRAISSE's Litteraturangaben: »So bildet vor Allem DUMÉRIL eine ganze Reihe Monstrositäten, die er an Axolotln beobachtet, ab. Dieselben beziehen

[1]) So sagte schon BONNET (9, 1777, pag. 403): »Ainsi, ce que nous nommons une anomalie ou une monstruosité, est la suite nécessaire de ces loix admirables qui régissent le monde organique, et conséqnemment, une confirmation de l'existence de ces mêmes loix.«

sich besonders auf die Bildung der Zehen und sind sicher sämmtlich durch abnorm verlaufene Regeneration in dieser Weise deformirt. Dann gehören hierher die oftmals beobachteten Tritonen mit abnorm gebildeten Extremitäten und der Triton mit 5 Beinen, welchen REUTER[1]) in der naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Chemnitz vorzeigte. Sehr unwahrscheinlich ist es mir jedoch, dass die überzähligen Extremitäten der Anuren durch eine abnorm verlaufende Regeneration entstanden sein sollten, unter ähnlichen Bedingungen, wie die doppelten Schwänze der Eidechsen. Auffallend ist allerdings die große Zahl der beobachteten Fälle, denn GERVAIS, DUMÉRIL, CISTERNAS und GIEBEL beschreiben Batrachier mit überzähligen Extremitäten und ich selbst habe Gelegenheit gehabt, bei Herrn Dr. FRÖHLICH in Aschaffenburg einen lebenden Frosch mit drei Hinterbeinen zu sehen. Auch LEYDIG erwähnt eine Anzahl von Missbildungen, deren Entstehung nicht klar ist« (13a, pag. 34—35). Die skeptische Äußerung FRAISSE's in Betreff der Extremitäten-Regeneration bei Batrachiern ist veranlasst durch die negativen Resultate seiner Experimente über diesen Punkt. In wie fern sie berechtigt ist, will ich im nachfolgenden Aufsatz besprechen.

Auch GOETTE hat in seinem bekannten Werk (15) über diesen Punkt eine Mittheilung gemacht. Er sagt (pag. 21—22): »Bekanntlich sind monströse Extremitäten keine seltene Erscheinung bei den Molchen. Schon VON SIEBOLD sprach die Ansicht aus, dass sie in der Regel nicht angeboren, sondern Regenerationsprodukte seien; und nach meinen Erfahrungen muss ich ihm beistimmen. Zu den gewöhnlichsten dieser Monstrositäten (unter denen ich übrigens auch eine ausgebildete dreifingerige Hand beobachtete) gehören die überzähligen Finger und Zehen, welche durch dichotomische Theilungen eines solchen Gliedes entstehen; an einem Fuße fand ich die dritte Zehe von der ersten Phalanx ab so getheilt und am zugehörigen dritten Metatarsus noch eine seitlich hervorgewachsene Zehe, welche mit der zweiten verwachsen war. Am merkwürdigsten war dabei, dass diese zweite Zehe auf einem überzähligen Tarsale m IV aufsaß, welches rein knorpelig war und schon dadurch auf

[1]) Diese Angabe REUTER's soll nach FRAISSE (13a, pag. 34, Anmerkung 9) in den Berichten der naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Chemnitz, 1875, pag. 26, enthalten sein. Hier muss sich bei FRAISSE ein Druckfehler eingeschlichen haben, denn ich finde sie an der angegebenen Stelle nicht. Ich wiederhole also diese Angabe, wie die nachfolgenden dieses Citats lediglich nach der oben bezeichneten Stelle aus FRAISSE's Werk.

eine Regeneration hinwies. Wiedersheim hat offenbar einen ganz ähnlichen Fall beobachtet.«

An der hier angezogenen Stelle sagt Wiedersheim (28, pag. 149 bis 150): »Schließlich gedenke ich noch eines Falles, den ich bei Trit. cristatus beobachtete. Ich fand nämlich aus der ersten Phalanx der vierten und der dritten Zehe eines ausgewachsenen Thieres eine zweite Zehe mit je zwei äußerst feinen Phalangen hervorgesprosst, was mich an und für sich nicht befremdet hätte, da seit Siebold's Untersuchungen »de Salamandris et Tritonibus« bekannt ist, dass nach Setzung einer Wunde die Reproduktionskraft dieser Thiere geradezu zu einer Hyperproduktion gewisser Theile führt, wenn ich nicht zugleich eine Vermehrung der Tarsal-Knochen bis auf neun[1]) beobachtet hätte. Jeder Metatarsus saß einem eigenen Tarsale auf und es war dadurch für das Thier gewissermaßen ein zweiter Larvenzustand gegeben.«

Leydig äußert sich an der von Fraisse angezogenen Stelle dahin, dass er die Fälle für »bedeutsam« hält, »wenn eine Art Finger etwas entfernt von den übrigen echten Fingern oder Zehen auftritt. Ich habe anderwärts (Bau der Zehen der Batrachier und die Bedeutung des Fersenhöckers, Morphol. Jahrbuch, Bd. II, pag. 191) schon auf eine hierher gehörige von mir an Bombinator igneus gemachte Beobachtung hingewiesen« (21, pag. 157). Leydig's Angabe erinnert mich in der That an gelegentliche Befunde bei meinen Regenerationsstudien am Axolotl; indessen lässt sich bei Leydig's Objekten nicht feststellen, dass eine Regeneration vorliegt.

Die umfangreiche Litteratur über Polydaktylie bei anderen Wirbelthierklassen gehört nicht direkt hierher, steht aber mit den hier zu behandelnden Fragen in so innigem Zusammenhang, dass ich später noch darauf zurückkommen muss. Die Arbeit von Vulpian (27) habe ich mir leider nicht verschaffen können.

## 2. Eigene Versuche.

Meine Versuche wurden in den Jahren 1893 und 1894 an Triton taeniatus, Siredon pisciformis und Rana fusca angestellt. Die Versuche an Triton taeniatus hatten für meine Zwecke ein

[1]) Nach Wiedersheim's Untersuchungen (28, pag. 147) besitzen Siredon, Salamandra, Menopoma und Geotriton neun Tarsalstücke, bei Triton cristatus, alpestris und taeniatus ist diese Zahl auf acht reducirt.

negatives Resultat, was vielleicht daran liegt, dass ich nur erwachsene ältere Thiere zur Verfügung hatte. Dieses negative Ergebnis ist trotzdem nicht ohne Interesse, schon weil es die Folie bildet für die günstigen Resultate am Axolotl. Bei Rana fusca operirte ich nur die Larven; diese Versuche waren für meine Ziele ebenfalls resultatlos, hatten aber in anderer Hinsicht ein recht interessantes Ergebnis, welches im folgenden Aufsatz mitgetheilt ist. Weil die Experimente langwierig sind, verliefen sie vielfach neben einander, und da die zeitliche Aufeinanderfolge derselben gleichgültig ist, werde ich sie nach der inneren Zusammengehörigkeit und den Resultaten gruppiren.

Die besten Resultate habe ich bei jungen 1—3jährigen Axolotln[1]) erzielt; ältere Thiere regenerirten zu langsam und nicht mit der erstaunlichen übersprudelnden Produktivität, wie die jungen. Gute Pflege und reines Wasser sind eigentlich selbstverständliche Postulate für diese Experimente. Ich habe stets abgekochtes Wasser für die Thiere verwandt, jedes einzeln in einem irdenen Topf gehalten und den Topf bedeckt. Letzteres ist nöthig, weil die Thiere sich oft durch Schwanzschläge aus dem Behälter hinausschnellen, wenn sie durch eine Erschütterung erschreckt werden. Ich habe auf diese Weise mehrere Versuchsthiere verloren, weil zufällig die Behälter unbedeckt geblieben waren. Trotz großer Sorgfalt und Reinlichkeit beobachtet man oft Schimmelbildung an den Wunden. Obgleich diese Pilze nicht viel schaden, thut man gut sie mit Pincette und Pinsel zu entfernen.

Von einer kontinuirlichen Angabe der einzelnen Stadien in der Regeneration habe ich Abstand genommen, weil dieselbe sowohl für normale als auch für anormale Objekte von den früheren Beobachtern (SPALLANZANI, BONNET, PHILIPPEAUX, DUMÉRIL, GOETTE, FRAISSE etc.) schon geliefert worden ist. Ich gebe desshalb nur einzelne bemerkenswerthe Notizen aus dem Tagebuch wieder.

Ich habe die Versuche nicht planlos im Vertrauen auf einen glücklichen Zufall angestellt, sondern ich habe mich von bestimmten Gesichtspunkten leiten lassen. Diese ergaben sich mir zum Theil aus theoretischen Erwägungen, zum Theil freilich auch aus direkten

---

[1]) Bei Proteus und Siren lacertina erzielte WIEDERSHEIM (28, pag. 153) überhaupt keine Regeneration der Gliedmaßen. GOETTE operirte an Tritonen und ihren Larven (15, pag. 2), FRAISSE an Siredon und Pleurodeles; »doch ging bei letzterem die Neubildung der Extremitäten nicht in derselben rapiden Weise vor sich, wie die des Schwanzes« (13a, pag. 103).

Beobachtungen. Wenn man sich einmal klar zu machen sucht, wie denn die Regeneration einer ganzen Extremität vom centralen Stumpfe aus überhaupt möglich ist, so wird man sich diesen Vorgang kaum wesentlich anders vorstellen können, als er von WEISMANN (27a, pag. 138) beschrieben ist. Wie wir bei der ersten Entwickelung der ersten Urknochenzelle des Beines ein Idioplasma zuschreiben müssen, welches die Determinanten für alle folgenden Knochenzellen enthält, »so wird die Regeneration des in seiner Mitte durchgeschnittenen Humerus so zu erklären sein, dass jeder der zur Regeneration fähigen Zellen ein Neben-Idioplasma beigegeben ist, welches die Determinanten der distalwärts liegenden und von dieser Zelle aus zu bildenden Zellen enthält«. Da jeder einzelne Knochen nicht durch eine, sondern durch zahlreiche von einander abweichende Determinanten bestimmt ist, die wohl alle in den Neben-Idioplasmen enthalten sind, so ergiebt sich daraus, dass die Mechanik der Regeneration eine sehr komplicirte ist und zwar um so komplicirter, je höher die morphologische Dignität des durch die Operation entfernten Stückes zu taxiren ist. Mit anderen Worten: Die Regeneration wird in dem Maße komplicirter, also auch zu »fehlerhaften« Variationen geneigter sein, je weiter central die Amputation erfolgt. Ein abgeschnittener Finger wird in der erdrückenden Mehrzahl der Fälle normal regenerirt werden, während eine amputirte Hand oder ein ganzer Arm mit gelegentlichen »Monstrositäten« regenerirt wird.

Von dieser Überlegung ausgehend, habe ich in aufsteigender Richtung Finger, Hand über dem Carpus, Arm über dem Ellbogengelenk amputirt und den Erfolg studirt.

Eine weitere Direktive für die Methode der Versuche lieferte mir die Beobachtung, dass Modus und Produkt der Regeneration von der Art der Operation abhängig sind. Diesen Satz habe ich schon bei früheren Versuchen über die Regeneration des Amphibienschwanzes und der Gewebe (5a) festgestellt, und in Bezug auf die Gliedmaßen der Amphibien kam schon BONNET zu einer entsprechenden Ansicht: »On comprend assez que l'endroit où l'on fait la section, la manière dont on la fait, l'état actuel de la partie et des parties voisines peuvent donner naissance à une multitude de varietés ou de bisarreries apparentes, dont plusieurs seront de vraies monstruosités, les unes par excès, les autres par défaut; d'autres enfin, par transposition« (1, 1777, pag. 397—398). Beobachtungen dieser Art machte ich besonders bei solchen Thieren,

denen ihre Genossen Theile der Gliedmaßen abgerissen hatten. Diese Wunden haben sehr oft eine merkwürdige Form, und da gerade nach Verletzungen solcher Natur eigenthümliche Regenerationsprodukte hergestellt werden, wie sie besonders Duméril beschreibt und abbildet, so ließ sich ein Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen vermuthen. Aus diesem Grunde variirte ich — wie schon Bonnet, aber in anderer Weise — die Art der Verwundung bei den Experimenten.

## I. Amputation der Digiti.

1. Versuch. Siredon pisciformis, 2jährig. 6 Thieren wurden am 20./4. 1894 (neuen Stils) sämmtliche 5 Digiti des rechten Fußes an der Basis amputirt; am 30./5. waren alle in normaler Zahl (5) und mehr oder weniger normaler Form und Größe regenerirt.

2. Versuch. Triton taeniatus, erwachsen, vor dem Ablaichen eingefangen; die Hautlappen der Brunst auf dem Rücken und an den Extremitäten der Männchen waren nach längerer Gefangenschaft resorbirt. Fütterung mit kleinen Regenwürmern, Daphnia pulex und Froschlarven. 10 Thieren wurden die Finger beider vorderen Extremitäten an der Basis amputirt (18./5. 94). Am 25./6. 1894 waren alle Finger in normaler Zahl und Größe regenerirt.

## II. Quere Amputation von Hand und Fuß.

3. Versuch. Triton taeniatus. Am 23./5. 1894 wurden 10 Thieren beide Hände über dem Carpus, beide Füße über dem Tarsus quer amputirt (der Kürze wegen nenne ich das Endorgan der vorderen Extremität »Hand«, das der hinteren »Fuß«). Am 25./6. musste der Versuch wegen meiner Abreise von Dorpat abgebrochen werden und es zeigten sich an allen Extremitäten schwarze kegelförmige Stummel, die an beiden Seiten schon kurze Höcker als Zeichen weiterer Gliederung aufwiesen; die Regeneration verlief also in durchaus normaler Weise. Von Doppelbildungen und anderen Monstrositäten war nichts zu sehen.

4. Versuch. Siredon pisciformis, 2jährig, 7—10 cm lang. 14 Thieren wurde am 17./12. 1893 die rechte Hand über dem Carpus quer amputirt; alle amputirten und auch die nicht amputirten Hände besaßen die normale Fingerzahl (4). Am 14./1. 1894 war bei allen ein konischer Fortsatz regenerirt, der am 5./2. sich in zwei neben einander liegende Spitzen differenzirt hatte. Am 28./2. 1894 war der Unterarm in Winkelstellung zum Oberarm in fast normaler

Länge vorhanden und bei den meisten Thieren ließen sich 3 oder 4 Finger deutlich unterscheiden. Am 13./3. wurden die Thiere (Nr. 1—14) einzeln mit der Lupe genau besichtigt und von allen regenerirten Händen Skizzen angefertigt (Fig. 2—15).

Nr. 1—11 haben die Hände mit der normalen Fingerzahl (4) regenerirt, die nur zum Theil noch etwas kleiner und unregelmäßiger gestellt sind, als an der normalen Hand.

Nr. 12 (Fig. 2) hat eine fünffingerige Hand regenerirt. Die Hand ist durch einen Einschnitt in zwei Abtheilungen getrennt, von denen die radiale 2, die ulnare 3 Finger besitzt; Knorpelspangen sind in denselben schon mit bloßem Auge sichtbar.

Nr. 13 (Fig. 3) hat ebenfalls abnorm regenerirt. In Ruhelage des Thieres ist der Vorderarm nach hinten (statt nach vorn) gerichtet und zeigt abnorme Beweglichkeit wie bei einer Pseudarthrose. An der Hand sind nur zwei Fortsätze entwickelt, die als unvollkommen differenzirte Fingeranlagen aufgefasst werden können. Das Thier ist eins der kleinsten und schwächlichsten aus der Kollektion.

Nr. 14 (Fig. 15) hat fünf vollständige Finger regenerirt. Bei einer späteren Besichtigung am 20./4. 1894 waren bei Nr. 12—14 keine wesentlichen Veränderungen bemerkbar.

5. Versuch. Siredon pisciformis, Nr. 12 und Nr. 13 mit fünf-, resp. zweifingeriger rechter Hand wurde am 20./4. 1894 die linke Hand quer amputirt. Am 30./5. 1894 besaß die rechte Hand immer noch ihre 5 (Nr. 12) resp. 2 Finger (Nr. 13), die regenerirte linke Hand bei beiden die normale Zahl von 4 Fingern. Ein correlativer Einfluss der Abnormität rechts hatte also bei Regeneration auf der linken Seite nicht stattgefunden.

6. Versuch. Siredon pisciformis, 2jährig. 6 Thieren wurde der linke Fuß über dem Tarsus quer amputirt (20./4. 1894). Am 21./5. 1894 hatte sich ein Thier aus dem Behälter hinausgeschleudert, wurde noch lebend aufgefunden, starb aber bald. An der Amputationsstelle war ein kegelförmiger Stumpf regenerirt, an dem eine Gliederung noch nicht eingetreten war. Die übrigen 5 Thiere hatten am 30./5. 3 resp. 4, am 7./6. alle 5 Zehen regenerirt.

7. Versuch. Triton taeniatus, erwachsen. 5 Männchen mit stark entwickelten Rücken- und Schwanzflossen und Schwimmlappen an Händen und Füßen wurden am 7./5. 1894 beide Hände über dem Carpus, die Füße über dem Tarsus quer amputirt. Die Thiere fraßen Kaulquappen und hatten am 22./5. die Hautwucherungen der Brunst resorbirt. Am 22./5. war bei allen Thieren an allen

Extremitäten ein kegelförmiger Fortsatz regenerirt und am 6./6. ergab die Besichtigung Folgendes: Nr. 1 vorn beiderseits 4, hinten 5 Digiti regenerirt; die distalen (ulnaren und fibularen) sind kleiner, werden im Allgemeinen später regenerirt. Nr. 2 vorn rechts 4, links 3 Digiti; hinten beiderseits 4 Zehen. Nr. 3 vorn beiderseits 4, hinten beiderseits 4 und ein kleiner Höcker distal (Anlage der 5. Zehe). Nr. 4 vorn beiderseits drei Höcker, hinten an beiden Seiten erst ein stumpfer Kegel. Nr. 5 vorn links ein schaufelförmiger Fortsatz, vorn rechts 3 Höcker, hinten links und rechts 4 Zehen. Bei der letzten Besichtigung am 25./6. 1894 haben Nr. 2, 3 und 5 überall die normale Zahl der Digiti regenerirt, Nr. 4 hat vorn beiderseits 3 Finger deutlich, den 4. als kleinen Höcker, hinten links einen Kegel ohne Gliederung, rechts mit drei Fortsätzen. Hier ist also die Regeneration noch nicht so weit vorgeschritten. Doppelbildungen und sonstige Abnormitäten sind nirgends wahrzunehmen.

### III. Quere Amputation der vorderen Extremität in der Mitte des Humerus.

8. Versuch. 6 Siredon pisciformis, 3—4jährig, erwachsen, die Regeneration verläuft entsprechend langsamer. Operation 17./12. 1893. Nr. 1 hat am 16./5. 1894 beide amputirten vorderen Extremitäten mit Antibrachium und Hand regenerirt. An der Hand 4 Finger als kurze Stummel.

Nr. 2 wurde die R. V. E. (rechte vordere Extremität) amputirt. Am 16./5. war ein kurzes Antibrachium mit 2 Fortsätzen (Finger) regenerirt; eine spätere Besichtigung zeigte die Regeneration der beiden übrigen Finger.

Nr. 3. R. V. E. amputirt. Sie war am 16./5. regenerirt; die Hand hatte vier Finger und einen überschüssigen Finger ventral vom vierten Finger. Die nicht amputirte linke Hand besaß vier Finger.

Nr. 4. R. V. E. amputirt. Sie war am 16./5. regenerirt, an der Hand fanden sich 4 Finger.

Nr. 5. R. V. E. amputirt. Sie war am 16./5. regenerirt; an der Hand fanden sich 4 Finger und ein überschüssiger Finger ventral unter dem 3. Finger. L. V. E. hatte 4 Finger.

Nr. 6. L. V. E. amputirt, am 16./5. mit 4 Fingern regenerirt.

9. Versuch. Rana fusca, Larven. Die eben hervorgesprossten hinteren Extremitäten wurden bei einer größeren Zahl von Thieren

amputirt; es trat bei den meisten Regeneration ein mit gelegentlichen Defekten, aber eine Doppelbildung irgend welcher Art wurde nicht beobachtet. Alles Nähere über diesen Versuch findet sich im folgenden Aufsatz.

### IV. Schräge Amputation von Hand und Fuß.

10. Versuch. Triton taeniatus, erwachsen. 12 Thieren wurden beide Hände über dem Carpus, beide Füße über dem Tarsus am 23./5. 1894 schief amputirt. Als der Versuch am 25./6. abgebrochen werden musste, waren an allen Extremitäten schwarze kegelförmige Stummel, vielfach mit Anlagen der Digiti regenerirt. Eine Doppelbildung von Hand oder Fuß war nirgendwo bemerkbar; über das Verhalten der Digiti lässt sich nichts Sicheres aussagen, doch ist nach den früheren Erfahrungen Doppelbildung auch hier sehr unwahrscheinlich.

11. Versuch. Siredon pisciformis, 2jährig. 2 Thieren wurden die beiden hinteren Extremitäten am 30./5. 1894 schräg über dem Tarsus amputirt. Bei Abbruch des Versuches am 25./6. waren Abnormitäten nicht zu bemerken; da an dem regenerirten Stumpf die Digiti noch nicht ausgebildet waren, ist über eine ev. hier auftretende Doppelbildung nichts Sicheres auszusagen.

### V. Unregelmäßige Amputation durch die Kiefer der Genossen.

Wie oben erwähnt wurde und allen Axolotlzüchtern bekannt ist, kommt es beim Zusammenleben mehrerer jüngerer Axolotl in einem gemeinsamen Behälter regelmäßig zu gegenseitigem Abbeißen der Kiemen, Schwänze und Extremitäten. Haben die Kiefer einmal eine Extremität eines Genossen gefasst, so öffnen sie sich in der Regel nicht eher, bis das gequälte Thier die Extremität abgerissen hat. Die so erzeugte Amputationsfläche ist im höchsten Maße unregelmäßig und neigt ungemein zur Regeneration abnormer Bildungen. Diese Beobachtung wurde schon von Duméril und Vulpian gemacht, sie war auch mir längst bekannt und ich habe den Causalnexus zwischen der Unregelmäßigkeit der Wunde und den monströsen Regenerationen noch außerdem durch den

12. Versuch festgestellt. Die hierzu verwandten Axolotl hatten eine oder mehrere Extremitäten in der oben angegebenen Weise verloren, lieferten also ein gewissermaßen fertiges Material. Die

Beschaffenheit der Wunden im Einzelnen zu beschreiben wäre sehr schwer und hätte wohl auch nicht viel Zweck. Die Hände oder Füße waren oft so schräg abgerissen, dass oben nur noch ein kleiner Rest etwa der Ulna sitzen geblieben war, während der Radius fast ganz erhalten war; in einigen Fällen hing die Hand noch durch einen Hautfetzen mit dem centralen Stumpf zusammen und wurde dann von mir mit der Schere abgelöst. Die Thiere wurden am 5./12. 1893 isolirt und die eingetretene Regeneration am 5./5. 1894 notirt.

Nr. 1. L. V. E. war schräg abgerissen. Statt einer Hand hat sich ein in eine Spitze (Finger?) auslaufender rückwärts gekrümmter Fortsatz regenerirt. R. V. E. hatte vier Finger, beide H. E. fünf.

Nr. 2. L. V. E. war quer abgerissen. Es hat sich eine Hand mit drei Fingern regenerirt. R. V. E. und R. H. E. hatten die normale Zahl von Digiti, von den 5 Zehen der L. H. E. aber war die dritte in zwei ventral und dorsal gerichtete Fortsätze gespalten. Die Extremität war früher abgebissen gewesen, aber zur Zeit der Isolirung (5./12. 1893) schon regenerirt.

Nr. 3. L. V. E. war abgerissen. Es hatte sich eine Hand mit 4 Fingern regenerirt, von denen der vierte aber an der Spitze gespalten war. Beide H. E. waren normal.

Nr. 4. Es waren beide V. E. abgerissen. R. V. E. hatte eine Hand mit fünf Fingern, L. V. E. eine solche mit 4 Fingern regenerirt, von denen der dritte an der Spitze gespalten war. Beide H. E. normal.

Nr. 5. R. V. E. war abgebissen; es war eine Hand mit fünf Fingern regenerirt worden, von denen der dritte und fünfte gespalten waren (Fig. 20). Die anderen E. normal.

Nr. 6. R. V. E. war abgebissen. Es erfolgte normale Regeneration.

Nr. 7. R. V. E. und L. H. E. waren abgerissen. Die regenerirte Hand war gegabelt: eine Partie hatte 1, die andere 3 Finger. Auch der regenerirte Fuß endigte in zwei Fortsätzen, die in je eine Spitze ausliefen.

Nr. 8. Alle Extremitäten waren abgebissen. L. V. E. hatte eine Hand mit 4, die R. V. E. eine solche mit fünf Fingern regenerirt. Die beiden H. E. hatten zwar die normale Fingerzahl (5), waren aber sehr abnorm gestaltet.

Nr. 9. L. V. E. war abgerissen; es waren zwei Hände regenerirt worden, die eine (funktionirende) mit vier, die andere

(nicht funktionirende Nebenhand) mit drei Fingern. Alle anderen E. hatten die normale Zahl von Digiti (Fig. 1).

Nr. 10. R. V. E. war abgerissen und hatte zwei Hände regenerirt: die Haupthand mit 4, die Nebenhand ebenfalls mit 4, aber verkümmerten Fingern (Fig. 21).

Da dieser Versuch eine ungewöhnlich große Zahl von Abnormitäten, speciell doppelte Hände, doppelte Finger und doppelte Phalangen, geliefert hatte, so war es sehr wahrscheinlich geworden, dass die Beschaffenheit der Wunde das hauptsächlichste, jedenfalls das auslösende causale Moment für die Regeneration solcher Monstrositäten bildet. Ich beschloss desshalb das von der Natur gelieferte Experiment möglichst nachzuahmen. Die schräge Amputation (vgl. IV) hatte gar keinen, oder einen zweifelhaften Erfolg[1]; dagegen führte eine Modifikation der Verwundung zum Ziel, die ich in

Versuch 13 anwandte. Siredon pisciformis, 2jährig. Am 9./4. 1894 wurde 12 Individuen die linke Hand über dem Carpus amputirt und centralwärts über der Amputationsfläche noch ein tiefer Einschnitt durch Radius oder Ulna hindurch gemacht. Das Ergebnis dieses Versuches war folgendes:

Nr. 1—3 waren am 20./5. aus dem Behälter gesprungen, lebten zwar noch, als sie aufgefunden wurden, starben aber bald nachher. Die Besichtigung ergab bei

Nr. 1 an der linken Hand 4 Finger als kurze Stummelchen regenerirt, die alle aufwärts (dorsal) gerichtet waren.

Nr. 2 hatte die linke Hand mit fünf Fingern regenerirt.

Nr. 3 hatte die linke Hand mit drei lappenartigen Stummeln regenerirt, von denen der mittlere bei Betrachtung von unten zwei helle Streifen aufwies, wie sie die Anlage der Knorpel in den Fingern charakterisiren; also sind vier Finger in Regeneration begriffen.

Die Regenerationsprodukte bei den übrigen Versuchsthieren wurden am 30./5. notirt.

---

[1]) Bonnet erzielte in dem oben erwähnten Experiment durch schräge Amputation Regeneration eines überschüssigen Fingers: »j'avais coupé obliquement la main droite d'une Salamandre« (9, 1777, pag. 397). Wenn Fraisse also referirt: »Am 21. August wurde die rechte Hand eines Triton vollständig abgeschnitten, so dass nur der erste Finger stehen geblieben war« (13a, pag. 21), so tritt hier eine sehr wichtige Thatsache nicht genügend hervor.

Nr. 4 hat eine vierzehige Hand in normaler Weise regenerirt. Etwa 3 mm aber über dieser sitzt medial eine zweite rudimentäre Hand mit zwei Fingern (Fig. 16). R. V. E. normal mit 4 Zehen.

Nr. 5 hat die Hand mit drei Fingern regenerirt. Ulnarwärts erschien aber späterhin noch eine Fingeranlage, so dass die Regeneration als normal zu bezeichnen ist.

Nr. 6 hat eine Hand mit 4 Fingern regenerirt, von denen der erste medialwärts ungewöhnlich weit absteht. Über der Hand (fast 1 cm weit) ragt lateral ein spitzer Höcker hervor, dessen Berührung das Thier zu energischen Reaktionen reizt und bei genauer Untersuchung mit der Pincette im Inneren einen festen Körper (Knorpel) durchfühlen lässt (Fig. 18). Ob dieser Höcker als rudimentäre Hand aufzufassen ist? Die R. V. E. hatte die normale Fingerzahl (4).

Nr. 7. L. V. E. hat eine Hand mit 4 Fingern regenerirt, über welcher in einer Entfernung von ca. 4 mm medial ein stumpfer Höcker (rudimentäre Nebenhand?) wahrgenommen wird (Fig. 19). R. V. E. hat 4 Finger.

Nr. 8 hat eine normale Hand mit 4 Fingern regenerirt.

Nr. 9. L. V. E. hat eine Hand mit 4 Fingern regenerirt; sie ist abnorm nach hinten und unten gerichtet. Etwa 2 mm über derselben ragt nach vorn (cephalwärts) ein Sporn vor (Fig. 17), der an Länge einem gut entwickelten Finger entspricht (ca. 4 mm lang). In diesem ist mit der Lupe deutlich ein Knorpelstrahl zu sehen. R. V. E. hat 4 Finger.

Nr. 10. Es ist eine normale Hand mit 4 Fingern regenerirt, auch die andere hat 4 Finger.

Nr. 11. Die regenerirte Hand und ihr Widerpart haben 4 normale Finger.

Nr. 12. Die regenerirte und die nicht amputirte Hand haben 4 normale Finger.

Sämmtliche Versuche stelle ich nun zunächst übersichtlich zusammen, um die Art der Operation und die Regenerationsprodukte hervortreten zu lassen. R. V. E., L. H. E. bedeuten rechte vordere, linke hintere Extremität. Unter der Rubrik »Bemerkung« habe ich die aus den Versuchen sich ergebenden Thatsachen, denen ich eine theoretische Bedeutung beimesse, hervorgehoben.

## Übersicht der Versuche.

| Nr. | Versuchsthiere | Amputation quer | Amputation dch. Abbeißen von Genossen | Amputation schräg | Amputation komplicirt | Regeneration | Bemerkung |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 6 Siredon piscif., 2jährig. | Digiti der R. V. E. | | | | Normal, 4 Digiti | |
| 2 | 10 Triton taeniatus, erwachs. | Digiti beider V. E. | | | | Normal, 4 Digiti | |
| 3 | 10 Triton taeniatus | Beide Hände über Carpus, beide Füße über Tarsus | | | | Normal, 4 resp. 5 Digiti | |
| 4 | 14 Siredon piscif. | Rechte Hand über Carpus | | | | Nr. 1—11 normal, 4 Finger<br>Nr. 12 regenerirte 5 »<br>Nr. 13 » 2 »<br>Nr. 14 » 5 » | Hier wurde also in zwei Fällen eine Hand mit fünf Fingern regenerirt! |
| 5 | 2 Siredon piscif. (Nr. 12 u. 13 von Vers. 5) | Linke Hand über Carpus | | | | Normal, 4 Finger | |
| 6 | 6 Siredon piscif. | Linker Fuß über Tarsus | | | | Normal, 5 Zehen | |
| 7 | 5 Triton taeniatus, ♂ | Beide Hände über Carpus, beide Füße über Tarsus | | | | Normal, 4 resp. 5 Digiti | Die distalen (ulnaren u. fibularen) Digiti werden im Allgem. später regenerirt. Vielleicht liegt hier ein funktioneller Einfluss vor. |
| 8 | 6 Siredon piscif. (3—4jähr.) | Nr. 1 beide V. E.<br>Nr. 2—5 R. V. E.<br>Nr. 6 L. V. E. | | | | Nr. 1, 2, 4, 6 normal (4)<br>Nr. 3 und 5 fünf Finger | Hier wurde wieder in 2 Fällen eine Hand mit fünf Fingern regenerirt! |
| 9 | 47 Rana fusca, Larven | Beide H. E. | | | | Meist normal, einige mit Defekten, wenige gar nicht, keine mit Doppelbildung | |
| 10 | 12 Triton taeniatus | | | Beide Hände üb. Carpus, beide Füße über Tarsus | | Normal mit 4 resp. 5 Digiti | |

| Nr. | Versuchs-thiere | Amputation quer | dch. Abbeißen von Genossen | schräg | komplicirt | Regeneration | Bemerkung |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 11 | 2 Siredon piscif. (2jährig) | | | Beide Füße über Tarsus | | Bei Abschluss des Versuches wenig vorgeschritten, aber ohne Doppelbildung. | |
| 12 | 10 Siredon piscif., meist 3jährige Thiere, die sich im Zusammenleben gegenseitig verletzt hatten | | Nr. 1 L. V. E. schräg<br>Nr. 2 L. V. E. und L. H. E. quer<br>Nr. 3 L. V. E. abgerissen<br>Nr. 4 beide V. E. abgerissen<br>Nr. 5 R. V. E. abgebissen<br>Nr. 6 R. V. E. abgebissen<br>Nr. 7 R. V. E. und L. H. E. abgerissen<br>Nr. 8 alle E. abgebissen<br>Nr. 9 L. V. E. abgerissen<br>Nr. 10 R. V. E. abgerissen | | | Nr. 1 statt der Hand ein spitz auslaufender Fortsatz.<br>Nr. 2 L. V. E. 3 Finger; L. H. E. 5 Zehen, die dritte gespalten.<br>Nr. 3 L. V. E. mit 4 Fingern, der vierte gespalten.<br>Nr. 4 R. V. E. 5 Finger; L. V. E. 4 Finger, der dritte gespalten.<br>Nr. 5 Hand mit 5 Fingern.<br>Nr. 6 normal.<br>Nr. 7 Hand mit 2 Gabeln, eine mit 1, die andere mit 3 Fingern, Fuß mit 2 Gabeln, die in je eine Spitze ausliefen.<br>Nr. 8 R. V. E. 5, L. V. E. 4 Finger; beide H. E. mit normaler Zehenzahl, aber abnormer Gestalt.<br>Nr. 9 zwei Hände; die funktionirende mit 4, die Nebenhand mit 3 Fingern.<br>Nr. 10 zwei Hände mit je 4 Fingern. | Hier wurde in drei Fällen eine Hand mit fünf Fingern regenerirt!<br>Dreimal fanden sich gespaltene (gegabelte) Finger oder Zehen, also verdoppelte Phalangen!<br>Es wurden in zwei Fällen zwei Hände, eine funktionirende und eine rudimentäre regenerirt! |
| 13 | 12 Siredon piscif., 2jährig | | | | Nr. 1—12 wurde in früher beschriebener komplicirter Weise die linke Hand über dem Carpus amputirt | Nr. 1, 3, 5, 8, 10, 11, 12 normal.<br>Nr. 2 l. Hand m. 5 Fingern.<br>Nr. 4 eine normale l. Hand und eine rudiment. zweifingrige.<br>Nr. 6 eine etwas ungewöhnliche l. Hand und darüber lateral ein spitzer Höcker (rudimentäre Hand?).<br>Nr. 7 über der Hand noch ein stumpfer Höcker (rudimentäre Hand?).<br>Nr. 9 eine abnorme Hand und darüber ein langer Sporn (Finger oder rudimentäre Hand?) | Es wurde in einem Falle eine Hand mit fünf Fingern regenerirt!<br>Es wurde in einem Falle sicher, in drei anderen Fällen wahrscheinlich eine normale und eine überschüssige rudimentäre Hand regenerirt! |

### 3. Die Ergebnisse der Versuche und ihre Bedeutung für die Frage der Polydaktylie.

Aus den Versuchen lässt sich ohne Weiteres herauslesen, dass die einfache *quere* und die einfache *schräge* Amputation mit einem scharfen Instrument Unterschiede in der Regeneration *abnormer* Produkte wohl *nicht* bedingen. Dagegen ist die *Verschiedenheit der Höhe* von den Digiti nach dem Schulter- oder Beckengürtel zu, in welcher die Amputation erfolgt, nicht irrelevant: man kann im Allgemeinen sagen, dass die Regeneration um so *mehr* zur Herstellung von Abnormitäten neigt, je *höher* der Schnitt erfolgt, d. h. je komplicirter die regenerative Leistung ist[1]).

Das *Alter* allein ist für das Auftreten oder Nichtauftreten »*superregenerativer*« Erscheinungen — so will ich sie der Kürze halber nennen — nicht maßgebend; bei jungen Axolotln treten sie auf, bei jungen Fröschen und andererseits bei erwachsenen Tritonen *nicht*.

Dagegen ist die *Species* von entscheidendem Einfluss: Die Regeneration der Gliedmaßen ist bei *Fröschen* so sehr reducirt, dass sie nur noch, wie ich im nächsten Aufsatze beweisen werde, bei ganz jungen Larven eintritt; die regenerative Kraft ist bei *Tritonen* zwar im Allgemeinen groß, reicht aber doch nicht an die *verschwenderische Produktion* heran, die wir beim *Axolotl* finden. Desshalb wird man bei Wiederholung und Weiterführung einschlägiger Versuche in erster Linie den Axolotl wählen müssen.

Ferner ist nach diesen Versuchen nicht daran zu zweifeln, dass die *Art der Verwundung* die nächste auslösende Ursache für die Bildung gewisser superregenerativer Produkte ist. Glatte (quere oder schräge) Schnitte rufen in der Regel *einfache*, komplicirte Wunden oder Zerreißungen aber *komplicirte* Regeneration überschüssiger Gliedmaßen oder Theile derselben hervor. Bei meinen Experimenten gelang es mir durch einen *zweiten* Schnitt, der ein Stück der Ulna oder des Radius am Amputationsstumpf ablöste, Superregeneration einer Hand oder eines Fingers zu erzeugen; dasselbe wird man wahrscheinlich auch auf andere Weise erreichen, wenn man die Natur zwingt, ihre regenerative Leistung nicht an *einer*, sondern an *mehreren* Stellen zu bethätigen. Denn darin liegt wohl das Wesentliche: ist die Verwundung so beschaffen, dass nicht *ein*, sondern

[1] Zu einem entsprechenden Resultat gelangte DAVENPORT bei Versuchen an Polypen: Je näher der Schnitt dem *distalen* Ende des Polypenastes lag, desto *bestimmter* war das regenerative Produkt (Anat. Anzeiger, 1894).

dass zwei oder noch mehr Regenerationscentren auftreten, so kann die Produktion überschüssiger Gliedmaßen erfolgen. Bleiben diese Centren getrennt, so erfolgt sie wirklich; fließen sie bald nach ihrer Auslösung zusammen, so entsteht nur eine einfache Hand oder die normale Fingerzahl. Entwickeln sich beide unter beständiger Konkurrenz, so kann schließlich das eine siegen und das andere so beeinträchtigen, dass es nur zur Bildung sehr rudimentärer Produkte fähig ist.

Diese »Centren« stellen natürlich nichts Anderes dar, als Zellkomplexe und es scheint, dass eine gewisse Zahl von Zellen dazu erforderlich ist, wie wir es von Regenerationserscheinungen bei Hydra (Nussbaum und Ishikawa) und bei den Keimblättern der Amphibien (Barfurth) wissen. Der Leistung nach dürften sie mit den Bonnet'schen »Knospen« identisch sein. Bonnet gelangte durch seine Experimente zur Annahme »de la préexistence des germes destinés à reparer au besoin la perte des membres« (9, 1779, pag. 12). Er vergleicht sie ohne Bedenken den pflanzlichen Knospen und findet, dass diese »membres en mignatures, qui coupés eux-mêmes, produisent une mignature remblables . . . sont bien favorables à l'hypothèse de l'emboîtement« (l. c., pag. 17). Dabei führen ihn aber seine Reflexionen über die primitive Anschauung einer einfachen »Einschachtelung« weit hinaus. Es erinnert durchaus an eine moderne evolutionistische Anschauung, wenn er sagt: »Je ne dirai pas néanmoins, que les germes reparateurs sont emboîtés les uns dans les autres: cette expression ne serait pas assez exacte: mais je dirai, que le germe qui se développe actuellement, renferme toutes les parties propres au membre à réproduire, et avec ces parties, des germes qui leurs sont unis, qui croissent avec elles et par elles, et qui sont destinés à remplacer les membres perdus« (l. c., pag. 17).

Die Versuche lehren ferner, dass eine Verdoppelung sowohl bei den Phalangen, als bei den Fingern und bei der Hand möglich ist. Freilich kommen auch defektive Regenerationserscheinungen an allen diesen Theilen vor[1]. Ich glaube aber, dass man den letzteren Produkten so wenig eine besondere morphologische Wichtigkeit beimessen darf, als in der Regel den Defekten

[1] Sie bilden ein Seitenstück zu entsprechenden Vorkommnissen der Ontogenese. Vgl. die Arbeiten von Lebouçq, W. Gruber, die Dissertation von Poelchau u. a. Die mehrfache Bildung einer Hand oder eines Fußes bezeichnet Duméril (l. c., pag. 128) nach Geoffroi-St.-Hilaire als mélomélie: »anomalies caracterisées par l'insertion d'un ou de plusieurs membres accessoires sur un ou plusieurs de membres normaux ou ,mélomélie'«.

beim Embryo, die ja auch nur als Kontrolle der positiven Leistungen der Ontogenese eine gewisse Bedeutung haben. Positiv gestaltende Kräfte aber haben an sich Interesse für uns und fordern uns zum Versuch einer Erklärung auf, wenn sie die normale Leistung überschreiten.

Die von mir in der Tabelle noch besonders hervorgehobenen Verdoppelungen von Theilen der Extremität stehen nun in direkter Beziehung zur vielberufenen Frage der Polydaktylie. Der Begriff »Polydaktylie« hat seine ursprüngliche, nur von überzähligen Fingern resp. Zehen abgeleitete Bedeutung längst verloren und wird auch auf überschüssige Phalangen und Hände ausgedehnt, weil die Theorien über die Entstehung der »Polydaktylie« diese Erweiterung nöthig machten. Ich werde in meiner weiteren Diskussion der Versuchsresultate leichter verständlich sein und manche Wiederholung vermeiden können, wenn ich zunächst mit wenigen Worten die augenblicklich herrschenden Ansichten über die Frage darlege. Ich beziehe mich dabei auf die Arbeiten und Referate von Rüdinger, Gegenbaur, Boas, Swedelin, Bardeleben, Leboucq, Baur, Albrecht, Kollmann, Fackenheim, Zander, Jolly, Dwight, Grönberg u. A. und muss im Übrigen wegen der Litteratur auf die Zusammenstellungen in den Arbeiten von Bardeleben, Kollmann, Jolly, Zander u. A. verweisen.

Aus den Beobachtungen, dass die Verdoppelung jeden beliebigen Finger betreffen kann, aber besonders häufig am kleinen Finger und Daumen vorkommt, dass sie zuweilen an Händen und Füßen gleichzeitig auftritt und oft vererbt wird, ziehen viele Forscher den Schluss, dass diese Formen der Daktylie einen Rückschlag auf einen älteren mehrfingerigen Typus darstellen. Man kann diese Theorie die »atavistische« nennen. So nehmen Bardeleben, Kehrer, Wiedersheim u. A. an, dass die Urform der Säugethierhand und des Säugethierfußes nicht pentadaktyl, sondern heptadaktyl war. Albrecht bezeichnet die Hyperdaktylie des Menschen als Spaltung eines sonst normalen Fingers, deren Ausgangspunkt auf die Rochen zurückführe. Kollmann weist zwar darauf hin, dass die Anatomie noch nicht berechtigt ist, alle Arten der Polydaktylie für Rückschlag zu erklären, dass vielmehr z. B. das Auftreten von 10 Fingern an einer Hand wohl am einfachsten als partielle Doppelbildung aufzufassen ist, steht aber auch im Ganzen auf der atavistischen Grundlage: Hyperdaktylie ist eine theromorphe Erscheinung und weist auf eine Reduktion von Strahlen hin, welche bei der Umformung der Fischflosse in eine Batrachierhand mit aufgenommen

wurden. Hyperdaktylie des Menschen ist demnach eine besondere Form des Atavismus.

Eine zweite Theorie ist die der doppelten Keimesanlagen, die von FOERSTER und mit einigen Modifikationen auch von MARCHAND vertreten wird. Nach MARCHAND kann von außen eine Spaltung erzeugende Ursache einwirken, es kann aber auch ein Mehrfachwerden ohne äußere Veranlassung durch eine dem Keim anhaftende Eigenthümlichkeit vorkommen. Die äußere Ursache einer solchen Spaltung sieht AHLFELD in Amnionfäden und führt als Beweis ein Kind an mit doppeltem Daumen, zwischen welchem ein amniotischer Faden haftete. Danach wäre die ursprünglich einfache Anlage rein mechanisch durch Theilung in eine doppelte umgewandelt worden, also nach meiner Ansicht regenerativer Natur.

Nach einer dritten Theorie ist Polydaktylie lediglich Missbildung. Nach GEGENBAUR ist sie eine Monstrosität, die in die Reihe der Doppelbildungen gehört. ZIEGLER rechnet sie zu den vererbbaren Missbildungen, die ursprünglich als Keimesvariationen auftreten. JOLLY beschreibt eine Hand mit 6 Fingern, die in zwei Partien zu je 3 Fingern gesondert waren. Hier handelt es sich nach ihm um eine theilweise Doppelbildung der Hand und einzelner Theile des Armes bei gleichzeitigem Verlust anderer Theile[1]. Auch ZANDER rechnet die Polydaktylie zu den Missbildungen und findet keinen Grund, warum nicht im Anschluss an die Beobachtung von AHLFELD für alle Fälle von Polydaktylie auf die Einwirkung des Amnion auf die embryonale Gliedmaßenanlage zurückgegriffen werden soll.

Aus diesen Angaben ergiebt sich die auffallende Thatsache, dass die Autoren mehr oder weniger das Bestreben zeigen, alle Fälle von Polydaktylie auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen. Ich halte das für verfehlt; ich will auf Grund meiner Versuchsresultate den Nachweis zu führen suchen, dass für die Entstehung der Polydaktylie verschiedene Ursachen anzusprechen sind und dass es den Thatsachen besser entspricht, wenn man die Fälle von Polydaktylie nach diesen verschiedenen Entstehungsursachen sorgfältiger unterscheidet, als es bisher geschehen ist.

Die Versuche lehren, dass die Verdoppelung resp. Vermehrung sowohl die Phalangen, als auch die Digiti und die ganze Hand

[1] Für eine mehr oder weniger unvollständige Doppelbildung als Ursache der von ihnen beobachteten Fälle von Polydaktylie sprechen sich neuerdings noch aus: GRÖNBERG im Anschluss an BOAS (16) und DWIGHT (12).

(oder den Fuß) betreffen können. Ist die überschüssige Hand sehr verkümmert, so fügt sie den Fingern der normalen Hand scheinbar *einen oder mehrere Finger zu* und erzeugt auf diese Weise eine *falsche Polydaktylie*, während die *echte Polydaktylie* lediglich durch reine Vermehrung der Fingerzahl hergestellt wird. Die Vermehrung der Phalangen lässt sich als unvollständige Theilung, resp. Verdoppelung einzelner Finger auffassen und würde dann eine *rudimentäre* Polydaktylie darstellen; sie kann aber auch einfach als Gabelung resp. Verdoppelung der *Phalangen* betrachtet werden, nach Analogie der thatsächlich vorkommenden *Doppelfinger* und *Doppelhände*.

Alle diese Formen von »Melomelie« können, wie wir aus den Versuchen ersehen, durch *Regeneration* entstehen, gehören also in diesem Falle der *regenerativen* oder indirekten[1]) Entwickelung an. Sie können aber sicherlich auch *zum Theil* oder *sämmtlich* durch *direkte* Entwickelung also bei der *Ontogenese* erzeugt werden. *Beide* Arten der Entstehung können eine *phyletische* (»atavistische«) Beziehung haben, in der Weise, dass sie Bildungen naher oder entfernter Vorfahren *wiederholen*.

Demgemäß unterscheide ich *morphologisch* eine *wahre* Polydaktylie von einer *falschen*, resp. *rudimentären* und der *Entstehung* nach eine *regenerative* von einer *ontogenetischen*. Regenerative, wie ontogenetische Polydaktylie können phylogenetische Reminiscenzen darstellen, aber nur so weit sie der *wahren* und eventuell der *rudimentären* Polydaktylie angehören. Die *falsche* Polydaktylie dürfte in der Mehrzahl der Fälle auf *Regeneration* resp. *Superregeneration* zurückzuführen sein.

Nachdem ich diese erklärenden Bemerkungen zum leichteren Verständnis des Nachfolgenden vorausgeschickt habe, kehre ich zu meinen Versuchsresultaten zurück und bitte den Leser, die »Bemerkungen« in der Versuchstabelle (pag. 104 und 105) besonders beachten zu wollen.

Hier habe ich hervorgehoben, dass in 4 Fällen (Versuch 4 und 8) eine Hand mit *fünf* Fingern regenerirt wurde[2]). Das geschah

[1]) Ich folge hier der von Roux aufgestellten Unterscheidung zwischen *indirekter* und *direkter* Entwickelung.

[2]) Auch in den Versuchen 12 und 13 wurden in vier Fällen fünffingerige Hände beobachtet. Ferner wäre hier die früher erwähnte fünffingerige Hand des Bonnet'schen Experiments heranzuziehen und ebenso die Beobachtungen von Duméril. Duméril beschreibt unter den »anomalies numériques des doigts

nach einfacher querer Amputation mit scharfem Instrument, also bei normaler Regeneration und ist sicherlich schon aus dem Grunde bedeutungsvoll, weil unter denselben Bedingungen eine Superregeneration von Zehen in keinem Falle beobachtet wurde. Es erscheint diese wahre Polydaktylie an der Hand in eigenthümlichem Lichte, wenn man bedenkt, dass nach den übereinstimmenden Angaben bewährter Forscher[1]) die Hand der Urodelen und der Amphibien überhaupt ursprünglich fünf Finger besaß! Und gerade die Hand des Axolotl hält diesen ursprünglichen Zustand noch dadurch speciell fest, dass sie, wie WIEDERSHEIM hervorhebt, öfters noch ein fünftes Carpale entwickelt. Die Regeneration aber ist noch konservativer als die direkte Entwickelung: sie liefert in vielen Fällen wieder die ursprüngliche fünffingerige[2]) Hand! Wenn also WEISMANN wohl mit Recht gegen

et les orteils« (pag. 123) außer der Verringerung von Fingern (3) und Zehen (4) fünf Fälle, in denen die vordere l. oder r. E. fünf Finger besaß, sodann zehn Fälle mit sechsfingeriger und zwei mit achtfingeriger Hand. An der hinteren Extremität fand er in fünf Fällen sechs Zehen, in drei Fällen sieben und in einem Falle acht Zehen. Während die fünffingerigen Hände aber z. B. fast durchweg normal beschaffen sind und der überschüssige Finger sich in typischer Weise angliedert, zeigen die sechs- und achtfingerigen fast alle Monstrositäten, die auf Vermehrung der typischen vier Finger durch eine rudimentäre Hand schließen lassen, z. B. Fig. 10, 12, 13, 16, 18, 19. Da die in dieser Anmerkung erwähnten Fälle von fünffingerigen Händen alle nach komplicirten Verletzungen entstanden sind und möglicherweise auf Bildung rudimentärer Doppelhände zurückzuführen sind, so habe ich dieselben bei meiner obigen Deduktion nicht in Rechnung gezogen.

[1]) GEGENBAUR, 14 a, pag. 16—17; BORN, 8, pag. 61; WIEDERSHEIM, 29, pag. 188 der ersten Auflage: »Dass letztere Zahl (vierzähliger Metacarpus mit vier Fingern) als Ausdruck einer regressiven Metamorphose aufzufassen ist, dass also die Hand aller Urodelen ursprünglich aus fünf Fingern komponirt gewesen ist, beweist das hier und da auftretende fünfte Carpale beim Axolotl und ebenso lässt sich das erschließen aus einer Vergleichung des Tarsus von gewissen Salamandern ((Salam. Keyserlingii) pag. 188 der ersten Auflage). Hier finden sich zwar auch nur vier Metatarsen mit vier Fingern, aber ein fünftes Tarsale ist noch vorhanden, so dass wir uns den Reduktionsprocess von der Peripherie in proximaler Richtung fortgeschritten und bei der Hand noch weiter gediehen vorstellen müssen (WIEDERSHEIM).«

[2]) Es war mir aus verschiedenen Gründen noch nicht möglich, das Skelet derartiger Hände genauer zu untersuchen, um mehrere Detailfragen zu lösen; dieselben sind auch für meinen Zweck zunächst von geringerer Bedeutung. Um mir aber eine Anschauung des Skelets rudimentärer Doppelbildungen überhaupt zu verschaffen, habe ich eine vordere Extremität mit Doppelhand vom Axolotl nach der Methode von TH. KÖLLIKER in 2%iger Kalilauge bei Zimmertemperatur macerirt. Die Besichtigung mit der Lupe ergab zunächst, dass vom Humerus im Ellbogengelenk ein normaler Vorderarm (Radius und Ulna) mit Carpus und

die Auslegung der Polydaktylie als »Rückschlag« geltend macht, dass keiner der sichern Fälle von Rückschlag auf Ahnencharaktere über so ungeheure Zeiten und Generationsfolgen hinweggeht, wie sie in diesem Falle angenommen werden müsste, so fällt dieser Einwand für meine Beobachtung weg (WEISMANN, 27a, pag. 563). Es liefert dieser Befund aber ein Seitenstück zu den interessanten Mittheilungen von FRITZ MÜLLER über Regeneration von Gliedmaßen bei einigen Krebsen. Bei einer Garneele (Atyoida Potimirim) hat die regenerirte Schere eine deutliche Hand, welche der normalen fast vollständig fehlt, da diese fast nur aus den normalen Fingern besteht. So zeigt sich die neugebildete Schere ähnlich derjenigen der verwandten Gattung Caridina, doch noch ursprünglicher dadurch, dass die Finger nicht löffelartig ausgehöhlt und am Ende mit nur sehr wenigen ganz kurzen Dornen besetzt sind. Ähnliches zeigte sich bei der Regeneration des fünften Fußpaares (vgl. FRAISSE, 13a, pag. 146).

In den »Bemerkungen« zur Tabelle habe ich ferner hervorgehoben, dass nach komplicirten Verletzungen gelegentlich zwei ganze Hände regenerirt werden (Versuch 12 und 13); DUMÉRIL sah sogar einmal drei Hände. Aus meinen Mittheilungen und Zeichnungen ergiebt sich ferner, dass von diesen Händen eine allein funktionirt und dem entsprechend gewöhnlich kräftiger und normaler gebaut ist, als die andere nicht funktionirende, schwächere, meist stark verkümmerte mit geringerer Fingerzahl. Die Fingerzahl betrug 2 und 4 und war gelegentlich auf 1 reducirt. Ich halte die mit Nr. 6, 7, 9 (Versuch 13) bezeichneten Fälle für solche mit einer sehr rudimentären Hand und speciell Nr. 9 beweist mit ihrem fingerartigen, langen, im Niveau der echten Hand befindlichen Sporn, dass eine »Polydaktylie« durch Regeneration einer reducirten überschüssigen Hand entstehen kann. Hier handelt es sich dann also um eine falsche Hyperdaktylie[1]) entsprechend der oben von mir gegebenen Bestimmung.

---

Hand ausging. Die rudimentäre Nebenhand war nun mit dem proximalen Ende des Radius nahe dem Humerus verbunden. Von hier gingen zwei Knorpelstrahlen (Radius und Ulna) aus, die mit drei kleinen Knorpelstückchen (Carpus) und weiterhin mit vier langen zarten Knorpelstrahlen (Metacarpi und Digiti) in Verbindung standen. Der rudimentären Ausbildung des Carpus entsprechend standen Metacarpi und Digiti nicht neben einander, sondern waren nach der Mitte zusammengedrückt.

1) GRÖNBERG sieht in der Polydaktylie (bei Hühnern) überhaupt eine unvollständige Doppelbildung des ganzen Fußes, wie BOAS früher

Die Beobachtung (Versuch 12), dass mehrmals gegabelte Finger, also verdoppelte Phalangen gefunden wurden, lässt sich atavistisch nach ALBRECHT als Rückschlag auf die Selachier (Rochen) erklären, wenn man die im Wege stehende lange Ahnenreihe nicht scheut; sie lässt sich aber auch — und wohl einfacher — durch die WEISMANN'sche Annahme verstehen, dass eine Verdoppelung der betreffenden Determinantengruppe durch lokale excessive Ernährungsverhältnisse hervorgerufen worden sei (27a, pag. 564).

## Ergebnisse.

1) Superregenerative Bildungen und Abnormitäten bei der Regeneration von Gliedmaßen des Axolotl lassen sich durch komplicierte Amputationen künstlich hervorbringen.

2) Sie treten um so leichter und öfter auf, je näher die Amputationsfläche dem proximalen Ende der Extremität liegt, also je komplicirter die regenerative Leistung ist.

3) Sie sind am häufigsten bei Thieren mit starker Regenerationskraft der Extremitäten überhaupt (Siredon, Triton) und fehlen bei Amphibien, die dieses Regenerationsvermögen nur noch in geringem Grade (in früher Jugend!) besitzen (Rana).

4) Durch Regeneration können, wie bei der Ontogenese, überschüssige Gliedmaßen und Theile von Gliedmaßen (Polydaktylie, Melomelie) entstehen.

5) Die Verdoppelung kann die Phalangen, die Finger und die Hände betreffen.

6) Die verhältnismäßig häufige Regeneration einer fünffingerigen Hand beim Axolotl ist ein Rückschlag auf die ursprünglich normalerweise fünffingerige Hand der Amphibien.

7) Durch superregenerative Bildung einer rudimentären Nebenhand kann eine falsche Polydaktylie hergestellt werden.

---

schon für Schweine und Pferde dargelegt hatte. »Wir haben also hier nur ungleiche Grade derselben Erscheinung, und das Auftreten siebenzehiger Formen darf, wenn meine Ansicht richtig ist, uns nicht überraschen« (pag. 516). Ich unterscheide, wie ich oben ausgeführt habe, zwischen der wahren Polydaktylie durch Vermehrung der Fingerzahl und der falschen durch Bildung einer überschüssigen Hand, gebe aber zu, dass diese Unterscheidung praktisch sich nicht immer an den einzelnen Objekten wird durchführen lassen.

## Litteraturverzeichnis.

1) ALBRECHT, P., Über den morphologischen Werth überzähliger Finger nnd Zehen. Ceutralblatt für Chirurgie 1886, Nr. 24, Beilage.
2) BARDELEBEN, C. v., Zur Morphologie des Hand- nnd Fnßskelets. Sitzungsber. der Jen. Ges. f. Med. n. Natnrw., 1885.
3) Derselbe, Über nene Bestandtheile der Hand- und Fnßwnrzel der Sängethiere, sowie die normale Anlage von Rndimenten »überzähliger« Finger nnd Zehen beim Menschen. Ebenda, 1885.
4) Derselbe, Hand nnd Fnß. Tagebl. der 59. Vers. Dentscher Natnrf. n. Ärzte zu Berlin, 1886.
5) Derselbe, Verhandl. d. Anat. Gesellsch. zu Würzburg, 1888 (Diskussion, pag. 529.
Das Referat anf der letzten Vers. der anatom. Gesellschaft in Straßburg (1894) war bei Abfassnng dieser Schrift noch nicht erschienen.
5a) BARFURTH, D., Versuche zur funktionellen Anpassnng. Zur Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikr. Anat. 1890.
6) BAUR, G., Znr Morphologie des Carpus nnd Tarsns der Reptilien. Zoolog. Anzeiger 1885.
7) BOAS, J. E. V., Bidrag til Opfattelsen af Polydactyli hos Pattedyrene. Videnskap. Middel. fra den Natnrh. Forening i Kjöbenhavn, 1883. (Citirt nach GRÖNBERG).
8) BORN, G., Nachträge zn Carpus nnd Tarsus. Morphol. Jahrb., VI. Bd., 1880.
9) BONNET, M., Mémoire sur la reprodnctiou des membres de la Salamandre aqnatiqne. Observations sur la physiqne etc. par ROZIER. Paris. I. Mémoire X. Bd., 1777, II. Mémoire XIII. Bd., 1779.
10) DUGÈS, A., Recherches snr l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différens ages. Académie royale des sciences.
11) DUMÉRIL, M. A., Description de diverses monstruosités observées à la ménagerie des reptiles du muséum d'histoire natnrelle sur les batraciens nrodèles à branchies extérieures, dits Axolotls. Mit 1 Tafel. Nouvelles archives dn musénm d'histoire naturelle de Paris. T. III, 1867, pag. 119 ff.
12) DWIGHT, THOMAS, Fusion of Hands. Anat. Anz. 1893.
13) FACKENHEIM, Über einen Fall von hereditärer Polydaktylie etc. Jenaer Zeitschr. für Natnrw., 22. Bd., 1888.
13a) FRAISSE, P., Die Regeneration von Geweben nnd Organen bei den Wirbelthieren etc. Cassel und Berlin, 1885.
14) GEGENBAUR, C., Kritische Bemerkungen über Polydaktylie als Atavismus. Morph. Jahrb., VI. Bd., 1880.
14a) Derselbe, Untersuchnngen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Carpns und Tarsus. 1864, Leipzig, W. ENGELMANN.
15) GOETTE, A., Über Entwickelung und Regeneration des Gliedmaßenskelets der Molche. Leipzig, 1879.
16) GRÖNBERG, G., Beiträge znr Kenntnis der polydaktylen Hühnerrassen. Anat. Anz. 1894, pag. 509 ff.
17) JOLLY, F., Über Polydaktylie mit Missbildnng des Armes. Internat. Beiträge znr wiss. Medic. VIRCHOW-Festschrift. I. Bd., Berlin, 1891.

18) KOLLMANN, J., Handskelet und Hyperdaktylie. Verhandl. der Anat. Gesellsch. in Würzburg, 1888, pag. 515 ff.
19) LEBOUCQ, H., De l'augmentation numériqne des os du carpe humain. Annales de la soc. de méd. de Gand. (Band und Jahr sind aus dem Separatabdruck nicht zu ersehen.)
20) Derselbe, Sur la morphologie du carpe et du tarse. Anat. Anz. 1886, 1. Bd.
21) LEYDIG, F., Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn, 1877 (pag. 156, Missbildungen).
22) POELCHAU, G., Ein Fall von Perodaktylie. Dissertation. Aus dem anat. Institut zu Königsberg i. Pr., 1891.
23) RÜDINGER, Beiträge zur Anatomie des Gehörorgans, der venösen Blutbahn, sowie der überzähligen Finger. München, 1876.
24) SIEBOLD, VON, Observationes quaedam de salamandris et tritonibus. Dissert. Berolini, 1828.
25) SWEDELIN, A., Ein Beitrag zur Anatomie der Doppeldaumen. Dissertation aus dem anatom. Institut in Dorpat, 1883.
26) VIRCHOW, R., Descendenz und Pathologie. VIRCHOW's Archiv 103. Bd., 1886.
27) VULPIAN, A., Sur la reproduction des membres chez l'axolotl dans le cas de polydactylie acquise. Bull. Soc. philom. Paris, 6. Série, T. 4, 1867, pag. 117. (Diese Arbeit habe ich mir weder in Dorpat, noch in Göttingen verschaffen können.)
27a) WEISMANN, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena, 1892.
28) WIEDERSHEIM, R., Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Mit 17 lith. Taf. und 3 Holzschn. Genua, 1875.
29) Derselbe, Lehrbuch d. vergl. Anat. der Wirbelthiere. 2. Aufl. Jena, 1886.
30) Derselbe, Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morphol. Jahrbuch 2. Bd.
31) ZANDER, R., Ist die Polydaktylie als theromorphe Varietät oder als Missbildung anzusehen? VIRCHOW's Archiv 125. Bd., 1891.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel V.

Die Thiere und ihre Gliedmaßen wurden (mit Ausnahme von Fig. 20 und 21) intra vitam gezeichnet. Fig. 1 ist in $^2/_3$ natürlicher Größe dargestellt, alle anderen Figuren entsprechen der natürlichen Größe. Die Zeichnung der Zehen und derjenigen Theile, auf die es besonders ankam (*rh* und *x*!) ist immer mit der Lupe kontrollirt worden.

Fig. 1. Dreijähriger Axolotl mit doppelt regenerirter linker vorderer Extremität. Die rudimentäre Nebenhand (*rh*) hat nur d r e i Digiti, die eigentliche Hand vier, wie es der Norm entspricht.

Fig. 2. Zweijähriger Axolotl. Regenerirte rechte Hand mit 5 Fingern.

Fig. 3. Ebenso mit 2 Fingern.

Fig. 4—14. Ebenso mit 4 Fingern, mehr oder weniger noch etwas unregelmäßig gestellt und geformt.

Fig. 15. Zweijähriger Axolotl mit 5 Fingern an der rechten regenerirten Hand.

Fig. 16. Zweijähriger Axolotl mit doppelt regenerirter linker Hand. Die eigentliche funktionirende Hand besitzt die normalen 4 Finger, die radial gestellte verkümmerte Nebenhand zwei Finger.

Fig. 17—19 stammen von demselben Versuch wie Fig. 16. Hier ist es nicht zur Bildung einer zweiten Hand gekommen, aber es finden sich bei *x* vom Integument überzogene Knorpelstücke, die auf ein zweites selbständiges, aber schwächeres Regenerationscentrum schließen lassen. (Rudimentäre Nebenhand?)

Fig. 20. Regenerirte rechte Hand eines dreijährigen Axolotl mit 5 Fingern, von denen der erste und dritte sich gabelförmig theilen.

Fig. 21. Regenerirter rechter Vorderarm eines dreijährigen Axolotl mit doppelter Hand, von der ventralen Seite gezeichnet, um die rudimentäre Nebenhand zu zeigen; sie besaß 4 Finger, wie eine normale Hand.

# Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig?

Von

**Dietrich Barfurth.**

[Aus dem vergleichend-anatomischen Institut der kaiserlichen Universität Jurjew (Dorpat).]

Hierzu Tafel VI.

## 1. Einleitung.

Während die Urodelen verloren gegangene Gliedmaßen mit erstaunlicher Leichtigkeit und sogar oft im Überschuss regeneriren, ist diese Fähigkeit den Anuren ganz verloren gegangen oder doch sehr gering geworden. Freilich sind die Angaben der Forscher darüber außerordentlich widersprechend. Der hervorragendste Experimentator der älteren Zeit, SPALLANZANI, erzielte positive Resultate: »Die jungen Frösche und Kröten thaten meiner Erwartung eine Genüge, indem sie neue Beine wieder bekamen« (4, pag. 65). Nachher fügt er hinzu, dass diese Reproduktion nicht so schnell wie beim Salamander erfolgt und »nicht allemal« (pag. 66).

Dagegen berichtet ein Experimentator der jüngeren Zeit, FRAISSE, dass »seine Versuche über die Regenerationsfähigkeit der Extremitäten jüngerer und älterer Anuren ein durchaus negatives Resultat hatten« (3, pag. 35). Und an anderer Stelle: »Ein vollständig negatives Resultat erhielt ich dagegen bei den Larven unserer einheimischen Frösche und Kröten, auch wenn sie noch in sehr jugendlichem Alter standen. Stets wuchs auch unter den günstigsten Lebensbedingungen ein kleiner Conus an der verstümmelten Extremität nach, den ich jedoch niemals zur weiteren Ausbildung gelangen sah. Diese Thatsache ist um so auffälliger, als es ja bekannt ist, dass Frösche mit drei Hinterbeinen vorkommen, und solche zuerst wohl von J. VAN DER HOEVEN und auch in verschiedenen populären Werken abgebildet sind. Mir selbst ist ein derartiges Exemplar leider niemals in die Hände gekommen und so kann ich mich auch

über die Ursachen dieser Missbildung hier nicht weiter aussprechen« (3, pag. 103—104).

In gleichem Sinne äußert WEISMANN: »Bekannt ist es auch, dass den Fröschen die abgeschnittenen Beine nicht wieder nachwachsen, auch nicht im Larvenzustand« (5, pag. 154).

Diese Angaben stehen also in schroffem Widerspruch mit den positiven Resultaten SPALLANZANI's, der als genialer Experimentator von unvergleichlichem Geschick neuerdings noch von PFLÜGER gepriesen wurde und dessen Angaben auch von mir so vielfach bestätigt werden konnten. Ich beschloss desshalb bei Gelegenheit einschlägiger Versuche auch diesen Gegenstand einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Und da mir von früheren Experimenten über die Regenerationsfähigkeit der Chorda dorsalis (2) bei Urodelen bekannt war, wie wichtig es ist, bei solchen Versuchen gerade die jüngsten Stadien zu wählen, so nahm ich junge Froschlarven, bei denen eben erst die hinteren Extremitäten zum Vorschein kamen und weiterhin zwei etwas vorgeschrittene Stadien. Die Ergebnisse dieser Versuche waren mir recht interessant. Ich berichte jetzt zunächst über die Experimente.

## 2. Eigene Versuche.

1. Versuch. Am 22. Mai 1894 (neuen Stils) amputirte ich 20 kräftigen, im Institut gezogenen Larven von Rana fusca die rechte, eben erst zum Vorschein gekommene, hintere Extremität und zwei anderen die linke. Dieselbe ist noch so kurz, dass die Amputation etwas schwierig ist und nur mit einer kleinen scharfen Schere gut gelingt. Die abgeschnittenen Stummel wurden mit der Lupe kontrollirt; sie besaßen meistens drei, zum Theil fünf stumpfe, kegelförmige Hervorragungen (Anlagen der Zehen). Nach der Operation fraßen die Thiere sofort am Fleisch eines abgestorbenen Axolotl. Sie wurden in einem mit Wasserpflanzen versehenen Gefäß gehalten und gut genährt. Öftere Besichtigung zeigte deutlich Regeneration der amputirten Extremität. Am 12. Juni ergab sich, dass noch 15 Thiere lebten, bei denen sämmtlich die abgeschnittene Extremität in Regeneration begriffen war. Bei vielen ist nicht nur der Oberschenkel, sondern auch der Unterschenkel mit einem nach außen umbiegenden schaufelförmigen Fortsatz, der Anlage des Fußes, regenerirt. Es handelt sich dabei nicht etwa um ein einfaches Auswachsen des centralen Amputationsstumpfes, sondern

es liegt echte gestaltende Regeneration vor. Das ergiebt sich daraus, dass Ober- und Unterschenkel der regenerirten Extremität nur etwa halb so lang und viel dünner sind, als die der normalen Extremität; es folgt das ferner aus einem Vergleich mit den später zu erwähnenden Thieren eines anderen Versuches, die die Extremität nicht regenerirten. Es wurden drei Thiere in Mixtur (Alkohol + Glycerin + Wasser in einem früher [1] von mir angegebenen Verhältnis) konservirt, die übrigen in ein anderes Gefäß gebracht. Dasselbe war mit Wasserpflanzen und Erde so bestellt, dass die Thiere nach Ausbildung der Extremitäten, wenn sie das Bestreben haben, aus dem Wasser zu gehen, sich niederlassen konnten. Das Gefäß wurde bedeckt. Die Entwickelung verlief bei den meisten in etwas erhöhter Temperatur (23° C.) recht günstig.

Am 19. Juni ergab sich folgender Befund:

Zwei Thiere sind todt, eins hat die abgeschnittene linke Extremität bis zur Anlage des Fußes, das andere den ganzen Fuß mit Zehenanlagen regenerirt. Diese beiden Thiere, sowie die gleich zu besprechenden Nr. 3—4 und Nr. 8—11 hatten die vorderen Extremitäten entwickelt und standen gerade vor oder in der Metamorphose.

Nr. 3 hatte die linke, Nr. 4 die rechte hintere Extremität vollständig regenerirt; am Fuß waren alle Zehen deutlich.

Nr. 4 hatte schon den Schwanz resorbirt.

Nr. 5—7 haben die vorderen Extremitäten noch nicht entfaltet, aber die amputirte h. E. in allen Theilen regenerirt; nur bei einem Thier ist der Fuß mit den Zehen etwas verkümmert.

Nr. 8—10 haben alle Extremitäten entwickelt, die hinteren Extremitäten vollständig regenerirt.

Nr. 11 hat die amputirte Extremität mit einem verkümmerten Fuß regenerirt, den Schwanz schon fast ganz resorbirt.

Nr. 12 ist ein ungewöhnlich großes kräftiges Thier (Fig. 4), welches die vorderen Extremitäten noch nicht ausgebildet hat, also in der Entwickelung an und für sich etwas hinter den anderen zurück ist. Es hat trotzdem die amputirte Extremität vollständig regenerirt, nur sind alle regenerirten Theile etwas kürzer und schwächer.

Bei den regenerirten Extremitäten dieser sämmtlichen (und der gleich zu besprechenden) Versuchsthiere war der Oberschenkel am weitesten entwickelt und fast dem normalen der gegenseitigen Extremität gleich. Nach unten zu (distal) nimmt die Stärke der regenerirten Theile (Unterschenkel, Fuß) ab.

2. Versuch. Am 23. Mai 1894 amputirte ich 12 Larven von Rana fusca die rechte hintere Extremität. Dieselbe war etwas weiter entwickelt, wie bei den Thieren des ersten Versuchs: die erste Anlage des Unterschenkels war zu sehen, wie es Fig. 12 (verglichen mit Fig. 1) demonstrirt. Auch diese Larven regenerirten sämmtlich mehr oder weniger vollständig und schnell die amputirte Extremität. Am 12. Juni lebten noch 9 Thiere, bei denen fast alle Stadien der Regeneration bis zur Anlage des Fußes vorlagen; an diesem Tage hatte noch keins alle vier Extremitäten. Es wurden wieder 3 Thiere konservirt und die übrigen in derselben Weise, wie oben beschrieben, weiter gezüchtet.

Bei der Besichtigung am 17. Juni haben Nr. 1—4 alle vier Extremitäten. Nr. 1 hat die r. h. E. ganz regenerirt, fast so lang wie die normale. Nr. 2 hat eine etwas verkümmerte r. h. E. regenerirt, an der ein Fuß mit zwei Fortsätzen (Zehenanlagen?) sichtbar ist. Nr. 3 und 4 haben die Extremität mit Fuß und allen Zehen regenerirt, nur sind alle Theile kürzer und schwächer, als normal.

Nr. 5 und 6 sind in der Entwickelung überhaupt noch so weit zurück, dass die Vorderextremitäten noch gar nicht unter der Haut der Kiemenhöhle sichtbar sind und an der normalen (linken) hinteren Extremität der Oberschenkel mit dem Unterschenkel noch einen ganz stumpfen Winkel bildet. Trotzdem hat sich die amputirte r. h. E. unabhängig regenerirt: man sieht Ober- und Unterschenkel, Fuß und Zehen deutlich, nur wieder Alles etwas kürzer und dünner, als an der normalen Extremität. Es verläuft also die Regeneration auch hier bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der direkten Entwickelung. Ganz dasselbe Resultat lieferten mir die früheren Versuche über Regeneration der Schwanzspitze bei Froschlarven: die Schwanzspitze wurde regenerirt, mochten die Extremitäten schneller oder langsamer sich entwickeln (1).

3. Versuch. Am 24. Mai amputirte ich 11 Larven von Rana fusca die rechte, und 2 Larven die linke hintere Extremität. Dieselben waren schon ziemlich lang: der Oberschenkel bildete mit dem Unterschenkel einen stumpfen Winkel (vgl. Fig. 22).

Bei der genaueren Besichtigung am 12. Juni fanden sich noch neun Thiere lebend vor. Von diesen hatten drei die vorderen Extremitäten entwickelt und die Schwanzspitze zeigte eben die für die beginnende Metamorphose charakteristische Pigmentirung und Schrumpfung. Von diesen hat nur ein Thier (Fig. 24) Oberschenkel,

Unterschenkel und einen verkümmerten Fuß regenerirt. Die beiden anderen Thiere zeigen an der Amputationsstelle der r. h. E. einen kurzen kegelförmigen Stummel mit dunkelm Centrum: von einer Regeneration keine Spur!

Bei vier anderen Thieren ist die l. h. E. fast vollständig entwickelt: der Oberschenkel hat die für die Reife charakteristische Adduktion an den Leib, der Unterschenkel bildet mit dem Oberschenkel einen spitzen Winkel. Die rechte hintere Extremität ist nicht regenerirt! Der Amputationsstumpf ist kegelförmig, wie oben beschrieben. Ein einziges von den Thieren, bei denen die l. h. E. amputirt worden war, und zwar das jüngste von den noch lebenden, hat die l. h. E. in Gestalt eines schlanken kegelförmigen Fortsatzes von ca. 2 mm Länge zu regeneriren begonnen! Es wurden die drei zuerst beschriebenen Larven konservirt und die übrigen in oben angegebener Weise weiter gezüchtet.

Am 19. Juni leben noch drei Thiere. Nr. 1 und 2 haben die vorderen Extremitäten entwickelt, aber die r. h. E. ist bei Nr. 1 gar nicht, bei Nr. 2 nur als kurzer Stummel regenerirt! Nr. 3 hat die normale l. h. E. fast ganz entwickelt, aber ihr Widerpart hat sich gar nicht regenerirt.

### 3. Besprechung der Ergebnisse.

Die Temperatur wurde bei diesen Versuchen im Einzelnen nicht weiter berücksichtigt, weil es unnöthig war; sie betrug Anfangs ca. 20° C., später ca. 23° C. Kleine Unterschiede der Temperatur in den einzelnen Versuchsgefäßen waren ohne Zweifel vorhanden, sind aber für das Gesammtergebnis ohne Bedeutung.

Das Gesammtergebnis ist eine glänzende Rechtfertigung Spallanzani's: die Extremitäten der jungen Frösche, d. h. der Froschlarven, sind in der That regenerationsfähig!

Aber auch für die abweichenden Angaben Fraisse's geben meine Versuche wahrscheinlich eine Erklärung. Ich habe gefunden, dass sehr junge Stadien der sich entwickelnden Extremitäten durchaus regenerationsfähig sind (Versuch 1 und 2), dass aber schon bei etwas entwickelteren Larven die Regenerationsfähigkeit fast auf Null reducirt ist! (Versuch 3.) Da Fraisse über das Entwickelungsstadium der von ihm amputirten Extremitäten keine näheren Angaben gemacht hat, halte ich mich zu der oben gegebenen Erklärung für berechtigt.

Ganz allgemein lehren meine Versuche, dass positive Resultate bei solchen Experimenten niemals durch negative umgestoßen werden können. Und das würde auch gelten, wenn etwa ein späterer Experimentator den Nachweis führen könnte, dass meine positiven Resultate nur für die Dorpater Frösche gelten!

## Ergebnisse.

1) Die Extremitäten der Larven von Rana fusca sind regenerationsfähig; damit wird eine alte Angabe SPALLANZANI's gegenüber FRAISSE bestätigt.

2) Die Regenerationsfähigkeit dieser Extremitäten nimmt mit fortschreitender Entwickelung sehr schnell ab.

3) Die Regeneration ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Entwickelung.

## Litteraturverzeichnis.

1) BARFURTH, DIETRICH, Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. Archiv f. mikr. Anatomie, 29. Bd.
2) Derselbe, Zur Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikr. Anatomie 1890.
3) FRAISSE, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren etc. Cassel und Berlin, 1885.
4) SPALLANZANI, Physikalische und mathematische Abhandlungen. Mit Kupfern. Leipzig, 1769.
5) WEISMANN, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena, 1892.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VI.

Die Versuchsthiere sind in natürlicher Größe unter Kontrolle mit der Lupe gezeichnet. Die Stellung der Extremitäten entspricht meistens der Norm, bei einigen ist ohne Weiteres ersichtlich, dass sie bei Eintritt des Todes in der Konservirungsflüssigkeit etwas abnorm gestreckt wurden. Das Stadium der Extremitätenausbildung bei den Thieren der drei verschiedenen Versuche ist durch ein Probeexemplar (1, 12, 22) veranschaulicht. Zur besseren Demonstration der Extremitäten sind alle Thiere von der Bauchseite gezeichnet.

Versuch I.

Nr. 1 zeigt die hinteren Extremitäten als kurze Stummelchen, wie sie bei Versuch I, Nr. 2—11, am Tage der Amputation beschaffen waren.

Nr. 2—3 zeigt den Erfolg der Regeneration nach 21 Tagen. Ober- und Unterschenkel sind regenerirt, aber kürzer und schwächer als normal, auch die Fußanlage, bei Nr. 3 sogar drei Zehenanlagen, sind schon vorhanden.

Nr. 4—11 zeigt die Regeneration bei Versuch I nach 28 Tagen.

Nr. 4—6 haben die hinteren Extremitäten fast vollständig entwickelt, die amputirte rechte Extremität ist überall regenerirt, bei dem ungewöhnlich kräftigen Thier Nr. 4 unter voller Ausbildung der Zehen, bei Nr. 6 am schwächsten unter abnormer Adduktion des Fußes.

Nr. 7 hat die l. v. Extremität schon entwickelt, die rechte sitzt noch unter der Haut der Kiemenhöhle (gewöhnlich bricht die rechte Extremität zuerst durch!). R. h. Extremität mit vier Zehen regenerirt.

Nr. 8 hat alle Extremitäten entwickelt, die amputirte r. h. E. mit vier vollständigen Zehen und einer höckerförmigen Anlage der fünften regenerirt.

Nr. 9—11 haben den Schwanz theilweise oder ganz resorbirt, alle Extremitäten entwickelt und die amputirte regenerirt; bei Nr. 9 sind nur vier Zehen vorhanden, bei Nr. 11 ist der Fuß verkümmert, abwärts (also bei Bauchlage aufwärts) verkrümmt.

Versuch II.

Nr. 12 Probethier, zeigt die Entwickelung der h. Extremitäten bei Anstellung des Versuches (Nr. 13—21); die erste Anlage der unteren Extremität ist durch eine leise Verschmächtigung und Krümmung angedeutet.

Nr. 13—15 zeigt drei Thiere, bei denen 20 Tage nach dem Versuch die Entwickelung und Regeneration am weitesten vorgeschritten war. Bei Nr. 13 und Nr. 14 Oberschenkel und Unterschenkel, vom Fuß keine Spur, Nr. 15 hat auch einen Fuß mit drei Zehen regenerirt; bei 14 und 15 schimmern die vorderen Extremitäten durch die Haut der Kiemenhöhle durch, sind aber noch nicht zum Durchbruch reif.

Nr. 16—21 wurden 27 Tage nach der Amputation konservirt.

Nr. 16 hat den Ober- und Unterschenkel regenerirt, den Fuß nicht, Nr. 17 die ganze Extremität mit Fuß, was hier auffällig ist, weil die linke nicht amputirte Extremität noch nicht die Zeichen vollständiger Entwickelung (rechtwinklige oder spitzwinklige Gelenkstellung an Ober- und Unterschenkel) aufweist. Hier hat also die Regeneration die Entwickelung fast ganz eingeholt, was für die Selbständigkeit der ersteren spricht.

Nr. 18—21 zeigen Resorption des Schwanzes, Ausbildung aller Extremitäten Regeneration der amputirten Extremität.

Nr. 18 hat einen verkümmerten zweizehigen Fuß regenerirt; Spuren von anderen noch zu regenerirenden Zehen waren nicht vorhanden.

Nr. 19—21 haben den Fuß mit 5 Zehen in normaler Stellung regenerirt.

Versuch III.

Nr. 22 Probethier, zeigt die Entwickelung der Extremität bei Anstellung des Versuches (Nr. 23—27); der Fuß mit allen Zehen war ausgebildet.

Nr. 23—25 zeigt drei Thiere, die 19 Tage nach der Amputation konservirt wurden. Nur Nr. 24 hat Oberschenkel, Unterschenkel und einen verkümmerten Fuß regenerirt. Die anderen beiden Thiere, ebenso die 26 Tage nach der Amputation konservirten Nr. 26—27 zeigen keine Spur einer Regeneration.

# Das Entstehen der Gelenkformen.

Von

**Gustav Tornier.**

Mit Tafel VII und 3 Textfiguren.

## Abschnitt I: Theorien und Untersuchungen, die nicht vom Autor stammen.

Jedes Gelenk ist eine Bewegungsmaschine niederster Ordnung, ein Mechanismus, der aus verschiedenen Elementen einheitlich zusammengesetzt ist. Von diesen Elementen hat jedes seinen eigenen anatomischen und physiologischen Werth. Wesentlich sind für jedes Gelenk die Gelenkkörper, die Gelenkkapsel und die zugehörige Muskulatur. Die Muskulatur ist die Kraftquelle des Gelenks, die Gelenkkörper dienen ihm zur Kraftübertragung, die Kapsel ist das Bindemittel für die gegen einander schauenden Gelenkkörperenden. In jedem »Voll«-Gelenk, in dem die Gelenkkörper mit »freien« Endflächen einander berühren, hat jede dieser »Gelenkflächen« eine bestimmte Form; beide Gelenkflächen gegen einander gepresst, zwingen das Gelenk nur solche Bewegungen auszuführen, die ihrem gegenseitigen Bau entsprechen und durch ihn bedingt sind; außerdem aber findet man, dass auch die jedem Gelenk zugehörigen Muskeln so angeordnet sind, dass sie bei ihrer Kontraktion nur solche Kräfte auf das Gelenk einwirken lassen, welche die im Gelenk möglichen Gelenkbewegungen mit geringstem Kraftverlust zur Auslösung bringen, d. h. zwischen der Form eines Gelenks, seiner Funktion und seiner Muskelanordnung herrscht strengste Harmonie.

Es entsteht nun die Frage: Wie entsteht diese Harmonie? Bestimmt bei der Ausbildung der Vollgelenke die Muskelanordnung die Form der Gelenkflächen, oder aber entsteht die Gelenkform unabhängig von der zugehörigen Muskulatur, so dass diese gezwungen wird, sich der Gelenkform anzupassen? Und wenn diese

Harmonie durch Veränderung des einen Komponenten gestört wird, wie verhält sich der andere?

Der Erste, der diese Fragen zu lösen suchte, war LUDWIG FICK[1]); er ging dabei von Voraussetzungen aus, die das Wissen seiner Zeit repräsentiren und von HÜTER derartig zusammengefasst sind[2]): »In jedem Gelenk ist die Art der Bewegung in strengster Weise abhängig von der stereometrischen Form der Gelenkkörperenden. Die stereometrischen Körper, welche die Grundform der Gelenke des menschlichen Körpers bilden, sind dabei: die Ebene, die Kugel, der Cylinder, der Kegel und die Schraube. Immer ist das Gelenk so konstruirt, dass die Gelenkflächen beider Knochen demselben idealen Körper angehören und sich demgemäß bei allen Bewegungen innig berühren, nirgends bewegt sich eine Ebene auf einer Kugel, oder eine cylindrische Gelenkfläche auf einer konischen, was ja sehr wohl geschehen könnte, wenn nicht überall ‚das Princip der innigsten Berührung', wie HENKE es bezeichnet hat, gewahrt wäre.« — LUDWIG FICK dachte sich das Cylinder- und Kegelgelenk, bei welchem der eine Knochen einen konvexen Endabschnitt, den Gelenkkopf, in einer kongruenten Vertiefung des anderen Knochens, der Pfanne, bewegt, in folgender Weise entstanden: Im Fötalleben des Menschen haben die einzelnen Knochen verschiedene Wachsthumsenergie, der eine wächst stärker als der andere und wird dadurch mit seinem Gelenkende in den anderen Knochen hineingetrieben, er wird so zum Gelenkkopf, der andere, ausgehöhlte zur Pfanne. Die Glättung und Abreibung der so geformten Gelenkenden geschieht ebenfalls im Fötalleben durch Einwirkung der Muskelkräfte auf das Gelenk: »Die Oberflächen der in den sogenannten Gelenkenden sich berührenden Knochen werden direkt mechanisch geschliffen, wie der Mechaniker in seiner Werkstatt Schliffflächen und Rotationsflächen schleift — sie werden geschliffen durch die Bewegung ihrer betreffenden Muskeln, welche sich im menschlichen Fötalleben früher entwickeln, als die Knochen histologisch zu den Definitivgeweben und Definitivformen entwickelt sind. Nach diesem Grundgedanken würde man also z. B. dort einen Ginglymus zu erwarten haben, wo vornehmlich an zwei gegenüberliegenden Seiten einer Knochenverbindung Muskelmasse angelagert wäre; eine Arthrodie hätte man dagegen zu erwarten, wo rings um

1) Über die Gestaltung der Gelenkflächen. MÜLLER's Archiv f. Anatomie. 1859, pag. 657.

2) HÜTER, Klinik der Gelenkkrankheiten. 2. Aufl. 1877, pag. 39.

die Verbindung herum Muskelmasse gelagert wäre[1]).« — Denkt man den FICK'schen Gedanken bis zu Ende aus, so lässt er sich, wie später BERNAYS richtig erkannt hat, in die Worte zusammenfassen: Bei allen Individuen entstehen die Gelenkformen im Fötalleben jedes Mal neu, eine Vererbung von erworbenen Gelenkformen giebt es nicht.

LUDWIG FICK hat seine Annahmen nicht mehr selbst, wie er beabsichtigte, auf ihre Richtigkeit prüfen können, bei den Vorbereitungen dazu ist er gestorben, hätte er es versucht, so hätte er ihre Hinfälligkeit selber erkannt. Ein Theil dieses Beweises ist nach ihm von HENKE und REYHER geliefert[2]). Sie untersuchten an menschlichen Föten das Entstehen der Gliedmaßenknochen und kamen dabei zu folgendem Schluss: In dem ursprünglich gleichartigen Embryonalgewebe der Gliedmaßenanlagen legen sich die einzelnen Knochen derartig an, dass die der Körperachse zunächst liegenden Knochen zuerst angelegt und zu embryonaler Größe ausgebildet werden, ehe die der Körperachse ferner liegenden ihre Entwickelung beginnen. Also zuerst entstehen die Knorpelkerne des Femur und Humerus und erst nachdem diese völlig ausgebildet sind, beginnen die Unterschenkel- und Unterarmknochen ihre Entwickelung und zwar vom Femur- oder Oberarmende aus; haben sie ihre volle embryonale Größe erlangt, dann erst entstehen die ihnen benachbarten Tarsus- und Carpus-Knochen, später die distalen Tarsus- und Carpus-Knochen, zum Schluss die einzelnen Fingerglieder eines nach dem anderen. Hieraus geht hervor, ohne dass es die Autoren direkt ausgesprochen haben, dass die FICK'sche Annahme, es hätten die einzelnen Knochen im Fötalleben verschiedene Wachsthumsenergie, in dem Sinne, wie FICK sie meint, nicht richtig ist: die Knochen entwickeln sich nicht gegen einander hin, sondern von einander fort und ein Ineinanderwachsen der Knochen ist schon aus diesem Grunde nicht möglich. — HENKE und REYHER suchten nunmehr ihrerseits nach den Ursachen der Gelenkflächenausbildung und kamen zu folgendem Schluss: Alle Gelenke beginnen ihre Fötalentwickelung nach gleichem Modus. Ihre beiden Gelenkflächen sind im ersten Entwickelungsstadium durch indifferentes Embryonalgewebe verbunden, das Gelenk ist ein Polstergelenk (Syndesmose), es gestattet nur sehr geringe Bewegungen, weil das Zwischenpolster nur wenig zusammendrückbar ist; im zweiten Ent-

[1]) L. FICK, Über die Gestaltung der Gelenkflächen. MÜLLER's Archiv f. Anatomie 1859, pag. 659 u. f.

[2]) Sitzungsberichte der Akad. Wien. 1874, pag. 217.

wickelnugsstadinm, in welchem das Zwischenpolster ans Embryonalgewebe sich verdünnt nnd zu schwinden beginnt, treten die beiden Skeletabschnitte in nnmittelbare Berührnng mit einander und glätten sich durch gegenseitigen Druck allmählich ab. »Eine solche erste direkte (freie) Verbindnng zweier Gelenkflächen bleibt aber vorläufig einer Syndesmose noch sehr ähnlich, in so fern ihr das fehlt, was die eigentliche Bedentung und Funktion eines voll ansgebildeten Gelenkes ausmacht, weil es die Möglichkeit einer ansgiebigen gleitenden Verschiebnng der Kontaktflächen über einander und damit der regulären Bewegnngen bedingt. Einem solchen Gelenk fehlt nämlich nicht nur, was den Modns seiner Bewegnng bestimmt, die ausgesprochene Krümmnng seiner Kontaktflächen, sondern anch, was den Spielraum der Bewegung ergiebt, die Differenz der Größe der Kontaktflächen an beiden im Gelenk vorhandenen Stücken, also die Gestalt sowohl wie nngleiche Ausdehnnng von Kopf und Pfanne. Das Gelenk in diesem Entwickelungsstadinm kann mit einem Wort als ein Straffgelenk, eine Amphiarthrose bezeichnet werden, von welcher Henke sagt, dass ihr Charakter nicht in der Gestalt der Gelenkflächen liegt, die sehr variabel ist, sondern in der geringen Verschiedenheit der Dimensionen, die zwischen beiden Artiknlationsflächen besteht. »Wenn nnn auch das Gelenk im Stadium der Syndesmose nnd Amphiarthrose keine oder nur geringe Bewegungsfähigkeit zeigt, so fehlt es ihm doch keineswegs an der nöthigen Biegsamkeit der Skeletanlage, nm nnter Muskeleinwirkung in mäßigem Grade etwas Ähnliches wie die typischen späteren Gelenkbewegungen zu Stande kommen zu lassen, schon weil das Material, aus welchem die Skeletanlage zu dieser Zeit besteht, hinreichend weich ist, um abwechselnd Dehnnngen nnd Kompressionen nach der einen oder anderen Seite zuzulassen. Dies wird, wenn es sich steigert, die Folge haben, dass namentlich die Ränder der Endflächen, womit zwei Stücke sich berühren, an der Seite, nach welcher die Beugung derselben gegen einander hin erfolgt, sich stärker eindrücken. Bleibt von dieser Eindrückung eine dauernde Impression des Gewebes zurück, dann würde sich dieselbe in der Gestalt der Theile bei Ruhelage des Gelenkes als ein Klaffen des Kontaktes an dem oberen oder nnteren Gelenkende zeigen.« Zusammengepresst werden die Gelenkkörperenden dnrch die Mnskeleinwirknng, wobei sie verschiedenen Druck erhalten, entsprechend dem divergenten Verhalten der Muskeln an den Gelenkkörpern. »Ein solches ist dadurch gegeben, dass die Muskeln mit dem größten Theil ihrer Länge nnd

mit ihren kontraktilen Theilen an dem einen der Gelenkkörper, welche sie verbinden, ansitzen, während sie sich mit ihrem anderen Ende an anderen Knochen, gar nicht weit von dem dazwischen liegenden Gelenk inseriren; bei der Muskelkontraktion wird dadurch derjenige Knochen, welcher die dem Gelenk am nächsten liegende Muskelinsertion trägt, einmal über den anderen Knochen hinweggezogen, dann aber auch mit seinem Rande direkter in den anderen hineingedrängt ‚weil er von dem Muskel stärker angefasst wird‘. Wenn dies abwechselnd nach entgegengesetzten Richtungen erfolgt, dann bildet das Gelenk Kopf und Pfanne aus und es erzeugen die Muskelenden, welche dem Gelenk am nächsten inseriren, den Gelenkkopf, die anderen die -pfanne. Die Vergrößerung d. h. Fortbildung des Gelenkkopfes geschieht dabei ebenfalls durch die Muskelwirkung zum Theil in der Art, dass der Gelenkkopf, wenn seine Ränder durch die Pfanne eingedrückt werden, gleichzeitig in geringem Grade breitgedrückt wird, so dass dadurch die ganze Gelenkfläche an Ausdehnung gewinnt; man könnte sich auch denken, dass durch das Hin- und Hergleiten der Pfanne im Gelenkkopf nutritive Vorgänge angeregt werden, die ihn zur Vergrößerung bringen. Hauptsächlich aber erfährt er dadurch eine Vergrößerung, dass bei jeder Muskelkontraktion die Gelenkkapsel und ihre Hilfsbänder mit den Partien, die der Muskelwirkung hemmend entgegentreten, seitlich gegen den Gelenkkopf gepresst werden und ihn dadurch seitlich zusammendrücken; später, wenn die Muskelbewegung beginnt, die diese Band- und Kapselpartien erschlaffen lässt, lösen sie sich von dem seitlich komprimirten Gelenkkopf los und die gegenüberliegenden Kapsel- und Bandpartien drücken ihn nun auf ihrer Seite zusammen und lösen sich später los. Nach Vollendung dieser Ausbildung erhält der Gelenkkopf das Aussehen, als sei er aus drei Gelenkflächen zusammengesetzt; durch das Hin- und Hergleiten der Pfanne werden diese Gelenkflächen zu einer einheitlichen Gelenkfläche abgeschliffen. Diese drei Gelenkflächen könne man, sagen Henke und Reyher, an fötalen Fingergelenken des Menschen sehr deutlich wahrnehmen.

Also auch nach Henke und Reyher entstehen im Fötalleben der einzelnen Individuen die Gelenkflächen jedes Mal neu und zwar unter dem Einfluss der Muskelthätigkeit dadurch, dass der Knorpel der Gelenkenden durch den starken Druck bei den Gelenkbewegungen über seine Elasticitätsgrenze hinaus zusammengepresst wird, desshalb nicht mehr in die frühere Form zurückkehrt und so

passiv die Gelenkflächen erzeugt, deren Oberflächen durch die Muskelbewegungen abgeschliffen werden.

Entgegen den Annahmen und Beobachtungen von FICK, HENKE und REYHER, dass die Gelenkformen im Fötalleben der Individuen jedes Mal neu gebildet werden unter Einfluss der im Fötalleben früher entstandenen Gelenkmuskulatur, wies A. BERNAYS nach[1]), dass bei einer Anzahl menschlicher Gliedmaßengelenke die specifischen Krümmungen der Gelenkkörperenden, d. h. die Gelenkformen, ontogenetisch angelegt werden vor der Ausbildung einer Gelenkhöhle und zu einer Zeit, wo in den Gliedmaßen funktionsfähige Muskeln noch nicht ausgebildet sind, so dass die Gelenke nicht ontogenetisch durch Muskeleinfluss aus dem Rohmaterial der Knorpelstäbe herausgearbeitet sein können, am wenigsten durch Abschleifen, weil in diesen Entwickelungsstadien die bereits fertigen Gelenkflächen noch vermittels einer Zone indifferenten Embryonalgewebes unter einander zusammenhängen, eine Verschiebung der beiden Gelenkflächen gegen einander desshalb nicht stattfinden kann, die Gelenkbewegungen im Gegentheil vorwiegend durch Kompression des Zwischenpolsters ausgeführt werden müssen: »Die Form der menschlichen Gelenke ist also eine ererbte und nicht eine im Fötalleben neu erworbene.«

Wenn nun auch BERNAYS nachgewiesen hat, dass die menschliche Kniegelenkform, und, wie aus HENKE und REYHER's Zeichnungen hervorgeht, mit ihr viele andere menschliche Gelenkformen nicht erst im Fötalleben neu entstehen, sondern von früheren Vorfahren ererbt sind, so hat er doch andererseits das große Verdienst, zugleich darauf hingewiesen zu haben, dass die von HENKE und REYHER beschriebene Gelenkentwickelung durch die Stadien der Syndesmose, Amphiarthrose zum Vollgelenk zwar nicht im Fötalleben der Individuen, dafür aber in ihrem Postembryonalleben — also phylogenetisch — stattfindet und zwar, wie es L. FICK, HENKE und REYHER annahmen, unter Leitung der das Gelenk beherrschenden Muskulatur. Er wies nach, dass die niedersten Gliedmaßengelenke bei den Selachiern zu finden sind: Knorpelstücke verbunden durch eine bindegewebige Zwischensubstanz, in welche zahlreiche Knorpelzellen eingelagert sind, so dass man auf die Vermuthung kommen könnte, die einzelnen Knorpelstücke seien Reste eines ursprünglich einheitlichen Knorpelstabes, der durch Modifikation bestimmter Partien in zahlreiche

[1]) A. BERNAYS, Die Entwickelungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen, mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen. Morphol. Jahrb. IV, 1878, pag. 403.

Stäbe zu zerfallen beginne. Bei den Batrachiern kommt es nicht nur im Kniegelenk, das BERNAYS allein untersucht hat, sondern auch, wie ich selbst konstatirt habe, in den Tarsus- und Carpusgelenken zur Bildung von Gelenkhöhlen niederster Ordnung, denn die Knorpelstäbe bleiben auch hier zum allergrößten Theil durch bindegewebige Zwischensubstanz verbunden; in den Reptiliengliedmaßen sind dagegen bereits Vollgelenke vorhanden, deren fernere Ausbildung dann bei den Reptilien, Säugethieren und Vögeln stattfindet und zwar unter Einfluss der Muskulatur. »Wenn auch im Fötalleben«, sagt BERNAYS zum Schluss, »die Gestaltung der Gelenke bis zu einem bestimmten Stadium ohne gleichzeitige Muskelaktion stattfindet, werden wir nun auch der Bedeutung dieses wichtigen mechanischen Faktors dadurch gerecht, indem wir den ererbten Zustand der Gelenke als einen ursprünglich durch die Muskelaktion erworbenen betrachten. Die auf phylogenetischem Wege vermittels der Thätigkeit der Muskulatur allmählich erlaugten Ausbildungsgrade des Gelenks erscheinen ontogenetisch in der Anlage repräsentirt«[1].

Während die Gliedmaßengelenke die ersten Stadien der phylogenetischen Gelenkentwickelung bereits bei Wirbelthieren ausbilden, die selbst eine sehr tiefe phylogenetische Stellung haben, stehen dagegen andere menschliche Gelenke, wie LUSCHKA[2]) und HÜTER[3]) nachgewiesen haben, noch auf der tiefsten Stufe der Gelenkentwickelung, ja einige von ihnen bilden sich erst beim Menschen phylogenetisch bis zum Stadium der Amphiarthrose fort in durchaus typischer Form. Andererseits ist BERNAYS' Angabe, dass die menschlichen Gliedmaßengelenke nur ontogenetische, d. h. rein ererbte Formentwickelung haben, für viele derselben doch sehr einzuschränken, denn HÜTER hat in seinen klassischen Studien an Extremitätengelenken Neugeborener und Erwachsener nachgewiesen, dass viele dieser Gelenke nicht nur eine fortschreitende ontogenetische Entwickelung, sondern sogar eine ziemlich beträchtliche postembryonale Entwickelung besitzen: eine Entwickelung, von der allerdings erst noch zu untersuchen ist, ob ihr ein phylogenetischer Werth beizumessen ist, oder ob sie die Korrektur einer sekundär entstandenen, ontogenetischen Gelenkanpassung an Fötalstellungen der Gliedmaßen darstellt, was gar nicht so unwahrscheinlich ist, da

[1]) l. c. pag. 445.

[2]) LUSCHKA, Die Halbgelenke des menschlichen Körpers. Berlin, 1858.

[3]) HÜTER, Studien an den Extremitätengelenken Neugeborener und Erwachsener. VIRCHOW's Archiv f. path. Anatomie, Bd. 25, 26 und 28.

gerade bei den thierischen Gliedmaßen die phylogenetischen Entwickelungsvorgänge in der Ontogenese sehr maskirt rekapitulirt werden.

Die HÜTER'schen Untersuchungen ergeben außerdem wichtige Resnltate in Betreff der Ursachen und der Art nnd Weise, in welcher ontogenetische Gelenkformen zur Umwandlnng kommen. Da es Vorgänge nnd Ursachen sind, welche anch pathologisch nud, wie ich selbst nachweisen konnte, ebenso phylogenetisch die Umwandlnng der Gelenkformen begleiten, so können sie als Grundlagen für eine Phylogenese der Gelenkformen angesehen werden; ich führe sie desshalb so an, wie sie HÜTER in seiner Klinik der Gelenkkrankheiten zusammengefasst hat. Da ich auf diese Angaben später sehr ausführlich zurückkommen muss, wobei sich zeigen wird, dass sie noch wesentlich zn vervollständigen sind, verzichte ich hier außerdem bis auf Weiteres auf die Besprechnng gegnerischer Anschaunngen. Die HÜTER'schen Angaben sind [1]):

»Die Mnskelsnbstanz besitzt überall die Fähigkeit, bei andauernder Annäherung der Insertionspunkte des Mnskels sich nutritiv zu verkürzen, d. h. dnrch Schwinden von Mnskelsnbstanz ungefähr nm so viel kürzer zu werden, als die Insertionspnnkte danernd einander genähert bleiben. Dieses Gesetz ist von der größten Bedeutung für die myogenen Kontrakturen der Gelenke, d. h. für solche Beschränknngen der Bewegungsfreiheit der Gelenke, welche ans Muskeleinwirkung ihren Ursprung nehmen. Seine Begründung liefern nns nicht nur die Ergebnisse der pathologisch-anatomischen Untersuchnng, sondern auch anf experimentellem Weg finden wir seine Bestätigung. Ein einschlägiger Versuch ist das mehrwöchentliche Tragen eines Kontentivverbandes an irgend einem Gelenk. Haben wir wegen einer Fraktur der Vorderarmknochen das übrigens gesunde Ellbogengelenk in rechtwinkliger Stellung mehrere Wochen fixirt, so finden wir nach Abnahme des Verbandes die Bewegungsexknrsion im Sinne der Strecknng sehr beschränkt. Dass hieran wirklich nutritive Veränderungen Schuld sind, geht aus dem einfachen Versuch der Strecknng in der Narkose hervor, indem wir die Mnskeln etwas gewaltsam dehnen müssen, bevor wir das physiologische Extrem der Strecknng erreichen.« »Als reinste Formen der myogenen Kontrakturen, welche ohne irgend eine Störung der Innervation nnd ohne eine Spnr von Entzündung verlaufen,

[1]) HÜTER, Klinik der Gelenkkrankheiten, pag. 222 u. f.

sind die Gewohnheitskontrakturen zu nennen, wie sie z. B. bei ruhiger Lage im Bett, wenn sie durch Monate und Jahre fortgesetzt wurde, entstehen können. Die Muskellängen adaptiren sich der permanent gewordenen Stellung des Gelenkes genau so, wie bei Gelenkkontrakturen, die bei Muskelparalyse entstehen. Diejenigen Muskeln, welche durch die gewohnheitsmäßige Stellung der Gelenke gedehnt werden, gewinnen etwas an Länge; diejenigen aber, deren Insertionspunkte einander dauernd genähert bleiben, gehen eine nutritive Verkürzung ein und bedingen endlich eine Behinderung der Bewegung, eine Gelenkkontraktur.«

»Sofern auch die bisher betrachteten Veränderungen der Muskeln unabhängig vom Gelenkapparat verlaufen, und so zweifellos auch eine Gelenkkontraktur entstehen kann, ohne dass das Gelenk irgendwie in seiner Komposition, in seinen konstituirenden Bestandtheilen erkrankt ist, so bleibt doch bei längerem Bestand einer myogenen Kontraktur eine aktive Betheiligung des Gelenkapparates nicht aus. Man hat relativ häufig Gelegenheit, bei Obduktionen die Zustände des Gelenkes zu untersuchen, welche sich im Verlauf der Jahre bei myogener Kontraktur entwickeln. Sie ist folgende:

»Die Bänder und die Gelenkkapsel erfahren ganz gleiche Veränderungen, wie die Veränderungen, welche für die periartikulären Muskeln beschrieben wurden. Sie verlängern sich an den Punkten, welche bei der permanent werdenden Stellung des Extremitätentheils aus einander rücken; sie verkürzen sich entsprechend den Partien, an welchen durch die krankhafte Stellung des Gelenks eine Faltung stattfinden müsste. Diese Veränderungen und Verkürzungen der Bänder und der Gelenkkapsel erfolgen jedoch im Durchschnitt sehr viel später und nicht immer in gleich hohem Maße, wie bei den Muskeln und Sehnen, so dass viele Monate und selbst Jahre vergehen können, ohne dass die Verkleinerung der Bewegungsexkursion wesentlich von diesen Band- und Kapselverkürzungen mit abhängig ist. Sehr gesetzmäßig und durch ihre Regelmäßigkeit überraschend sind die Veränderungen, welche der Knorpel an den in Kontraktur befindlichen Gelenken eingeht. Sobald das Gelenk über die Mittelstellung hinaus gelangt, sind bestimmte Abschnitte des Knorpelüberzugs der einen Gelenkfläche außer Kontakt mit dem Knorpelüberzug der anderen Gelenkfläche; und eine permanente Kontrakturstellung vernichtet den gegenseitigen Knorpelkontakt einzelner Abschnitte der Gelenkflächen für die Dauer, weil der Gelenkknorpel zu schwinden beginnt.

»Man muss daher annehmen, dass der Bestand des normalen, glatten Knorpelüberzugs an die gleitenden Bewegungen der Gelenkflächen oder mindestens an die Berührung derselben mit einander gebunden ist; denn luxirte Gelenkköpfe, welche fernerhin nur von Weichtheilen bedeckt bleiben, verlieren ebenfalls ihren Knorpelüberzug und zwar durch dieselben Vorgänge, welche sich auch bei Kontrakturen auf den entblößten Knorpelstreifen entwickeln.« In zwei Modifikationen soll nach HÜTER in diesen Fällen der Gelenkknorpel schwinden, darauf komme ich später zurück und ebenso auf seine Angaben über die Fortentwickelung einer durch Muskelkontraktur erzeugten Gelenkkontraktur zur Gelenkankylose, d. h. zu jenem Stadium der Gelenkentwickelung, in welchem die Gelenkkörper für immer unbeweglich mit einander verbunden sind. »Endlich bedarf es«, fährt HÜTER fort, »nun mit den ätiologischen und pathologisch-anatomischen Erscheinungen der myogenen Kontrakturen abzuschließen, eines einfachen Hinweises auf einen bisher unerwähnt gebliebenen Vorgang, nämlich auf die Veränderungen der Gelenkkörper und Knochenformen. Auch sie manifestiren sich erst nach langem Bestand der myogenen Kontraktur, und nur dann in höherem Maße, wenn die Kontraktur im kindlichen Alter sich entwickelte. Bei einem älteren Individuum, welches z. B. durch apoplektische Hemiplegie eine neuro-myogene Kontraktur eines Gelenks der unteren Extremität erlitt, kann, sobald das kontrakte Gelenk wieder als Stütze des Rumpfes bei dem Geh-Akt benutzt wird, das Rumpfgewicht bei der konstanten Stellung den Rand oder die Prominenz der einen Gelenkfläche in die andere Gelenkfläche eintreiben und ihr Vertiefungen einprägen, welche schließlich zu einer Deformation des ganzen Gelenkkörpers führen. Doch sind solche Formveränderungen der Knochen immer geringfügig gegenüber denen, welche im kindlichen Alter bei myogenen Kontrakturen durch die Differenzen der Wachsthumsintensität sich ausbilden. Die extreme Stellung des Gelenks bringt es mit sich, dass der Druck der einzelnen Knochentheile auf einander und, im Fall des Geh-Akts, der Druck des Rumpfgewichts auf die Knochentheile in pathologischen Verhältnissen sich äußert: Der eine Knochenabschnitt, welcher bei normaler Stellung und Bewegungsfähigkeit des Gelenks unter hohem Druck seitens des ihm korrespondirenden Knochens oder seitens des Rumpfgewichts steht, ist von seinem Druck unter der perversen Stellung des Fußes entlastet; an ihm entwickelt sich ein intensives Wachsthum der Knochensubstanz. Ein anderer

Knochenabschnitt, welcher physiologisch von geringem Druck belastet ist, wird durch die perverse Stellung des Gelenks unter hohen Druck gebracht und bleibt dann in der Energie seines Wachsthums zurück. So entstehen im jugendlichen Alter durch langjährige myogene Kontrakturen erhebliche Entstellungen der Gelenkkörper, welche dann derartig in den Vordergrund des pathologisch-anatomischen Bildes treten, dass man die Störungen der Weichtheile neben ihnen übersehen kann, und doch sind sie ihnen gegenüber sekundärer Entstehung. Gleichwerthige physiologische (d. h. ontogenetische) Veränderungen finden im kindlichen Alter statt; die Gesetze sind für die physiologischen und pathologischen Vorgänge immer dieselben, nur ihre endlichen Resultate sind bei den verschiedenen Bedingungen, unter welchen die Gesetze ihren Einfluss geltend machen, verschieden[1].«

»Die im Vorhergehenden beschriebenen sekundären Veränderungen der Bänder, der Gelenkkapsel, des Knorpels und der Knochen finden sich bei allen Gelenkkontrakturen, selbst wenn sie nicht myogener Art sind. Die Veränderungen der Bänder und der Gelenkkapsel wurden dabei von dem dehnenden Zug, die des Knorpels von der Entblößung der Gelenkflächen, die des Gelenkkörpers von den Druckdifferenzen abgeleitet[2].«

Für die Phylogenese der Gelenkformen wichtig sind ferner Hüter's Angaben über Ausbildung neuer Gelenke für Knochen, die aus ihren ursprünglichen Gelenkpfannen ausgerenkt (luxirt) worden sind. »Wenn der Femur- oder Humerus-Kopf in diesem Fall seine Pfanne verlässt und auf die mit gut ernährtem Periost bekleidete ebene Knochenfläche der Scapula-Vorderseite oder die Os ileum-Hinterseite verlagert wird, dann reizen der Druck und die Bewegung des Kopfes auf der periostalen Fläche das Periost zu osteogener Thätigkeit und das Resultat dieser Reizung ist Neubildung von Knochengewebe. Die dünnen Knochen verdicken sich, aber nicht an jeder Stelle in gleicher Weise, sondern entsprechend der Peripherie des Kopfes in größerem Umfang, als entsprechend dem Centrum, welches mit der Periostfläche von vorn herein in Kontakt steht. Dieser Punkt — und im Beginn kann es nur ein, fast im mathematischen Sinn punktförmiger Kontakt zwischen Gelenkfläche und Periostfläche sein — ist zwar der zuerst gereizte, aber an ihm wird durch den Druck des Kopfes, welcher der Gewebswucherung gegenüber steht, auch die Gewebswucherung, die Knochenneubildung

1) l. c. pag. 233. 2) l. c. pag. 233.

am meisten niedergehalten. So geschieht es, dass allmählich eine neue Pfanne, eine konkave Höhle sich bildet, deren Krümmungsverhältnisse der Krümmung des Kopfes recht genau entsprechen. Es modellirt sich um den Kopf herum eine neue Pfanne. Dabei behält auch der Kopf seine stereometrisch-reine Kugelform nicht in tadelloser Weise: Schrumpfungen und Druckatrophien machen auch an ihm ihre Wirkung geltend. Immerhin ist es erstaunlich, wie vollkommen die Gelenkneubildung, die Nearthrosis, wie VOLKMANN den Vorgang bezeichnet hat, um die luxirten Köpfe sich entwickelt. In der periostalen Fläche, welche allmählich die konkave Gestalt gewinnt, entsteht endlich auch Knorpelgewebe, und so bildet sich als Bedeckung der konkaven Gelenkfläche ein Knorpelüberzug, welcher zwar vorzugsweise aus Faser- und Netzknorpel besteht und desshalb auch nicht ganz die glatte Beschaffenheit der normalen Gelenkfläche erreicht, aber doch die Funktionen des normalen Knorpelüberzugs, wie sie dieser am normalen Gelenk erfüllt, für das neue Gelenk in recht vollkommener Weise zu übernehmen vermag. Diese Knorpelneubildung findet ihre Analogie in den analogen Processen, welche wir bei Bildung der Pseudarthrose nach Frakturen beobachten können, auch einzelne Kontrakturen führen zu derselben Art der Nearthrosis mit Knorpelentwickelung im Periost, wenn durch die Verschiebung des Gelenks eine Knochenspitze mit der Periostfläche des benachbarten Knochens in gleitende Berührung bei den Bewegungen geräth. Es besitzt das Bindegewebe, und ganz besonders das Periost, die bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit, wenn es der reibenden und gleitenden Bewegung fester Flächen dauernd exponirt ist, eine knorpelige Metamorphose einzugehen. Je schneller die neue Gelenkfläche der Pfanne sich entwickelt, desto mehr bleibt auch von dem Knorpelüberzug des Gelenkkopfes erhalten. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die geschilderte Nearthrosis die Wiederherstellung der Funktion der Extremität ungemein begünstigt, indem sie die Bewegungen des Kopfes in seiner neuen Stellung regulirt und ihm eine feste Stütze giebt[1]).«

Bestätigt werden diese HÜTER'schen Angaben einmal durch die Untersuchungen anderer Orthopäden, dann auch durch Thierexperimente, wie solche von LUDWIG FICK[2]), REYHER, MOLL[3]) und

[1]) l. c. pag. 287.

[2]) Über die Gestaltung d. Gelenkflächen. MÜLLER's Arch. f. Anat. 1859, p. 657.

[3]) MOLL, Experimentelle Untersuchungen über den anatomischen Zustand der Gelenke bei andauernder Immobilisation. VIRCHOW's Archiv 1886.

Lesshaft[1]) ausgeführt worden sind. Henke und Reyher fassen eine Reihe dieser Untersuchungen in folgende Worte zusammen[2]): »Fick's Versuche an jungen Hunden zeigen, dass durch Eliminirung von Muskeln, welche an einem Gelenk wirken, die Krümmung der Kontaktflächen desselben schwächer bleiben; der Radius derselben wird weniger groß und in Folge dessen werden auch die Bewegungen kleiner. Er hat daraus den Schluss gezogen, dass die Wirkung der Muskeln eine wesentliche Bedingung für die eigenthümliche Gestaltung der Gelenkflächen in ihrer Entstehung ist. Ihm schließen sich die Ergebnisse der Untersuchungen von C. Hüter an, wobei sich eine Vergrößerung der Kontaktflächen auf der Seite einer vermehrten Bewegungsexkursion, eine Verödung derselben auf der einer verminderten zeigt; ebenso die ganz analogen pathologischen Veränderungen, welche sich aus der Zergliederung der Kontrakturen des Fußes durch Einen von uns (Henke) ergaben und das Resultat der Versuche des Anderen (Reyher) mit Immobilisirung der Gelenke von wachsenden Hunden. Immer zeigt sich, dass einseitige Exkursion die Ausbildung der Krümmung der Gelenkflächen vermehrt, aufgehobene Bewegung ihre normale Entwickelung nicht zu Stande kommen lässt.«

Besonders interessant sind Albert Moll's Untersuchungen an immobilisirten Kaninchenfüßen desshalb, weil sie Zug für Zug die Hüter'schen Angaben über die myogene Gelenkkontraktur bestätigen und auch Lesshaft beschrieb in ihren Resultaten anderen Gelenkkontrakturen analoge Entwickelungsvorgänge und fand so ebenfalls, dass durch Muskellähmung veränderte Funktion der Gelenke veränderte Gelenkformen erzeugte.

Im Jahre 1890 machte Rudolf Fick[3]), ausgehend von der Idee seines Onkels, dass während der Ontogenese die Knochen einander an den Gelenkenden zu den typischen Gelenkformen abschleifen, und ohne Bezugnahme auf Bernays' gegentheilige Untersuchungsresultate, mechanische Schleifversuche mit zwei Stäben aus weichem Material, die gelenkartig durch einen Kautschukschlauch verbunden waren. Der eine Stab wurde festgestellt, während am anderen zwei genau antagonistisch angebrachte Kräfte angriffen und ihn, wie

---

[1]) Lesshaft, Über das Verhältnis der Muskeln zur Form der Knochen und Gelenke. Verhandl. der anatomischen Gesellschaft 1892, pag. 178—180.

[2]) Henke und Reyher, Wiener Akad. 1874, pag. 221.

[3]) Rudolf Fick, Über die Form der Gelenkflächen. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1890, pag. 391.

Muskelkräfte wirkend, an dem anderen gelenkartig bewegten. Er fand dabei, in Übereinstimmung mit HENKE und REYHER's theoretischen Betrachtungen, dass im künstlichen Gelenk je nach der Höhe, in welcher die Kräfte an dem bewegten Stab angreifen, verschiedene Gelenkformen geschliffen werden, und zwar »wird dasjenige Gelenkende, an welchem die Muskeln nahe dem Gelenk ansetzen, zur Pfanne, dasjenige, an dem sie entfernt angreifen, zum Gelenkkopf«. Er wies dann darauf hin, dass im menschlichen Skelet eine Anzahl der wichtigsten Gelenke eine Form besitzen, die nach diesen Versuchen ihrem Muskelansatz entspricht, »es sei desshalb die Anordnung der Muskeln an dem zugehörigen Gelenk eine der Gelenkform entsprechende und daher zweckmäßige, den mechanischen Gesetzen entsprechende also geeignet zur Vererbung durch die natürliche Zuchtwahl«. Auf die Frage, ob auch im thierischen Körper Gelenkflächen direkt geschliffen werden, ging er nicht ein.

Gerade diese Frage, so glaubte ich, suche WILHELM ROUX aus den FICK'schen Versuchen zu beantworten, da er in einem kurzen Referat auf die FICK'schen Versuche mit folgenden Worten hinwies[1]: »Ich erblicke noch einen besonderen Werth der Arbeit FICK's darin, dass, so weit die Gelenkformation nicht durch ‚Selbstdifferenzirung' der einzelnen Gelenkenden entsteht, FICK's Ableitung zugleich als Grundlage für eine direkte mechanische Erklärung der Gelenkformen in normalen und vielen pathologischen Verhältnissen zu dienen geeignet ist, auch ohne dass das Princip des Abschleifens hierbei irgend eine Verwendung findet, nämlich wenn man berücksichtigt, dass FICK's Stellen stärkster Schleifung zugleich die Stellen stärksten Druckes sind.« Diese etwas kurze Fassung der ROUX'schen Bemerkung interpretirte ich so[2]: Aus der Thatsache, dass Druck Knochensubstanz zum Schwinden bringt, schließe ROUX, dass die Gelenkflächen ihre Formen durch die Gelenkbewegungen erhalten, indem die am stärksten gedrückten Stellen der Gelenkköpfe proportional dem Druck atrophiren; er stelle sich damit, so schloss ich weiter, in Gegensatz zu der von HENKE und REYHER vertretenen Anschauung, dass die Gelenkenden durch den Bewegungsdruck über die Elasticitätsgrenze hinaus zusammengepresst werden und dadurch die Fähigkeit verlieren, ihre frühere Form wieder einzunehmen. Ich schloss meine Betrachtung

[1] Biologisches Centralblatt 1891, pag. 189.

[2] Anatomischer Anzeiger, Ergänzungsheft, 1894, pag. 95.

über diese FICK-ROUX'sche Theorie mit den Worten: »Wenn nun auch die FICK-ROUX'sche Theorie, so weit sie die Entstehung der Gelenkformen betrifft, eine sehr wesentliche Korrektur erfahren muss, so ist sie desshalb doch von besonderem Werth, weil sie das Fundamentalgesetz der Muskelwirkung auf das Gelenk enthält, und weil in ihr mit Entschiedenheit die Rolle präcisirt ist, welche der Druck auf die Gelenkenden ausübt.«

Herr ROUX hat mich darauf in einem Schreiben belehrt, dass ich seine Ansicht über das Entstehen der Gelenkformen nicht richtig erkannt habe und kennzeichnet dieselbe folgendermaßen: Er habe (im Jahresbericht für Anatomie von HERMANN und SCHWALBE, 1887, pag. 765) gegen die von KRAUS u. A. vertretene Auffassung, dass der Knochen da, wo er anhaltendem Druck ausgesetzt wird, atrophire, dahingegen, wo er anhaltend entlastet wird, verstärktes Wachsthum zeige, darauf hingewiesen: dass beides in dieser Allgemeinheit nicht richtig ist: »Der Knochen schwindet nur bei dauerndem Druck auf das Periost, nicht aber bei solchem Druck von seinen überknorpelten Flächen aus. Und wo der jugendliche Skelettheil entlastet ist, wächst zunächst nicht der Knochen, sondern der Knorpel stärker und zwar nur so lange derselbe in der Jugendperiode noch ‚embryonale‘ d. h. selbständige Wachsthumskraft hat; ob bei wirklicher Entlastung die Knochenbildung diesem Knorpelwachsthum nachfolgen kann, ist noch zweifelhaft.« ROUX citirt dann aus seinem Referat über JULIUS WOLFF's Transformationsgesetz der Knochen Folgendes[1]: »Die ältere Auffassung, dass vermehrter Druck wachsthumhemmend, Druckentlastung wachsthumfördernd wirke, die WOLFF kurz als Drucktheorie bezeichnet, wird von WOLFF total verworfen. Dies geschieht ohne Rücksicht darauf, dass nach Meinung des Ref. in der jugendlichen Periode des selbständigen Knorpelwachsthums und des diesem Knorpelwachsthum nachfolgenden Knochenwachsthums diese Annahme wohl zutreffend sein werde, und dass der Widerspruch daher gegenwärtig nur auf die Periode des funktionell ausgelösten Knochenwachsthums, und zwar noch dazu bloß auf das nicht einem vorausgegangenen Knorpelwachsthum nachfolgende, sich zu beschränken habe; danach gilt die von WOLFF vertretene entgegengesetzte Ansicht schließlich bloß für die nicht in Richtung des Druckes und Zuges selber, sondern in rechtwinklig dazu stehender Richtung erfolgende Anbildung von

[1] Berliner klinische Wochenschrift 1893, Nr. 21.

Knochen. Ferner fehlt die weitere vom Ref. formulirte Beschränkung, dass der Knochen bloß an den mit Knorpel bedeckten Flächen starken Druck dauernd aufzunehmen vermag, während an Stellen, wo viel schwächerer Druck dauernd auf mit Periost oder Endost bekleidete Flächen stattfindet, Schwund des Knochens an dieser Druckaufnahmefläche die Folge ist, sofern die Größe des Druckes nicht unter einer gewissen Größe liegt etc.« »Meine Ansicht über das Entstehen der Gelenkformen,« schreibt Roux, »ist demnach die, dass in der Periode des jugendlichen selbständigen Knorpelwachsthums dieses Knorpelwachsthum, so weit es nicht, wie oben erwähnt, vererbter Weise typisch, also bereits zweckmäßig regulirt verläuft, bei vorkommenden Variationen an den Stellen stärksten Druckes gehemmt wird, an den Stellen geringeren Druckes stärker erfolgt, bis alle Stellen gleich stark gedrückt werden. Die endochondrale Ossifikation folgt diesem Knorpelwachsthum wie immer an den Gelenkenden so weit nach, dass der Gelenkknorpel später bloß eine gewisse, von der Größe des Druckes und der Abscheerung abhängige Dicke behält, weil die Abscheerung mit dem Abstande von der Oberfläche der Gelenkenden abnimmt und in gewisser Tiefe nicht mehr stark genug ist, um den Knorpel zu erhalten und vor der Zerstörung zu schützen[1].«

Ich füge hier noch die Worte bei, in denen Roux seine Anschauungen über die Wechselbeziehungen der Muskeln und der zugehörigen Gelenkform niedergelegt hat. Bei Besprechung der Umänderung der Gestalt der Muskeln durch anderen Gebrauch schreibt er[2]: »Diese Umänderung der Muskeln könnte z. B. vorkommen, wenn durch embryonale Variation die Gelenkenden eines Knochens eine die Bewegungsweise alterirende Änderung der Gestalt erfahren haben. Umgekehrt kann das Gleiche auch an den Knochen stattfinden, wenn durch embryonale Variation die Muskelanordnung erheblich verändert worden ist; denn es werden dann durch den anders wirkenden Druck der Muskeln bei der Thätigkeit die Gelenkenden allmählich entsprechend umgeformt werden.«

In wie weit ich selbst diesen Roux'schen Anschauungen zustimmen kann, wird der Verlauf dieser Arbeit ergeben.

---

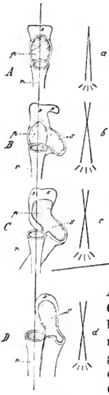
[1] Über letzteres Princip siehe Roux, Beitrag I zur Entwickelungsmechanik. Zeitschrift für Biologie, München, 1885.

[2] W. Roux, Der Kampf der Theile im Organismus, 1881, pag. 185.

## Abschnitt II: Eigene Untersuchungen.

### Kap. I. Gelenkform und Gelenkfunktion.

Unabhängig von den bisher erwähnten Autoren begann ich selbst vor einer Reihe von Jahren vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Entstehen der Gelenkformen, Arbeiten, die auch durch diese Publikation noch durchaus nicht abgeschlossen sind. Es ist mir dabei gelungen, nicht nur viele der bisher erwähnten Angaben zu bestätigen, sondern ich vermochte auch, scheint mir, sehr wesentlich an ihrer Weiterausbildung und Berichtigung mitzuarbeiten. Ich begann mit Untersuchungen über das Entstehen der Ellbogengelenkformen und erhielt folgendes Resultat[1]: Bei den Amphibien, Reptilien und Monotremen (Fig. 1 *A*) liegt die Ulna mit ihrem Kopf ($p_x$) ganz hinter dem Radiuskopf (*r*) und gelenkt mit ihm am Humerus auf ein und derselben konvexen Gelenkfläche, wobei der Ulnakopf von der Humerusgelenkfläche den hinteren vertikalen Abschnitt einnimmt, während der Radiuskopf auf deren vorderem Abschnitt gelenkt. Bei der Fortentwickelung des Gelenks zur Beutelthierform (Wombat, Fig. *B*) verbreitert die Ulna ihren medialen Gelenkflächenrand (*s*) zu einem starken Wulst, welcher sich gleichzeitig nach vorn und neben die Medialseite des Radiuskopfs (*r*) schiebt und eine selbständige Gelenkfläche (*s*) am Humeruskopf erwirbt. Diese an der Ulna neu entstandene mediale Gelenkfläche (*s*) nimmt während der Gelenkweiterentwickelung beständig an Größe zu, während die ursprüngliche, nunmehr laterale Humerusfacette der Ulna (*p*) an Größe abnimmt und das Olecranon (*x*) gleichfalls nach der Medialseite (*x'*) hin wächst und am Lateralrand in entsprechender Weise atrophirt. Es erlangt so bei vielen niederen



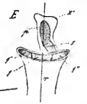


Fig. 1.

[1] Gustav Tornier, Die Phylogenese des Ellbogengelenks. Morphol. Jahrbuch Bd. XII, 1886, pag. 407—413.

Placentalthieren (Fig. *C*) das Ellbogengelenk ein Entwickelungsstadium, in welchem die Ulna nur noch durch einen winzigen Rest ihrer lateralen Facette (*p*) mit dem Radius auf derselben Humerusfacette gelenkt, während ihre mediale Facette (*s*) sehr beträchtliche Größe zeigt. Endlich verschwindet an der Ulna die laterale Facette (*p*) ganz (Fig. *D*), während die sekundär entstandene, mediale Gelenkfläche (*s*) ihr Entwickelungsmaximum erreicht, außerdem ist dann auch das Olecranon (*x'*) so weit medialwärts fortgewachsen, und so stark von der Lateralseite atrophirt, dass es ganz über der neuen Gelenkfläche liegt. Beim Abschluss dieses Entwickelungsvorganges (Anthropomorphen, Mensch, Fig. *D*) liegt der Ulnakopf (*s*) gar nicht mehr hinter dem Radiuskopf, sondern ganz neben ihm und hat am Humerus eine durchaus selbständige Gelenkfläche, während der Radiuskopf (*r*) noch auf seiner ursprünglichen Humerusgelenkfläche artikulirt, hinter der aber die ursprüngliche Ulnafacette (*p*) atrophirt ist. — Im Verlauf dieser bedeutenden Ellbogengelenkentwickelung dreht sich außerdem der Ulnakörper schrittweise um seine Längsachse in einem Winkel von 90°, wodurch die Crista olecrano-styloidea und der Processus styloideus ulnae, die ursprünglich an der Ulna die laterale Kante bilden, zur Rückenkante der Ulna werden. Ich habe damals auch nachgewiesen, dass mit dieser Umwandlung des Ellbogengelenks gleichzeitig eine Stellungsänderung des Ulna- und Radiuskörpers Hand in Hand geht: Während beide Knochen ursprünglich (Fig. *a*) oben hinter einander, unten neben einander liegen, wenn die Hand Pronationsstellung hat, kreuzen sie sich bereits bei den Beutelthieren bei derselben Handstellung im oberen Drittel (Fig. *b*), bei den Menschen und Anthropomorphen im unteren Drittel (Fig. *d*). Ich habe in meiner damaligen Publikation nicht den Grund angegeben, wesshalb das Ellbogengelenk und der Unterarm sich in dieser Weise umbilden, da ich dies in einer besonderen Arbeit zu thun gedachte und trage es nunmehr hier nach: Mit der Form des Gelenks ändert sich auch dessen Funktion: Während im primitiven Ellbogengelenk der Unterarm gebeugt und gestreckt, aber nur wenig supinirt werden kann, wächst während der Gelenkumwandlung seine Supinationsfähigkeit und erreicht ihr Maximum beim Menschen, wo die Supinationsbefähigung des Unterarms so groß geworden ist, dass derselbe nur noch durch aktive Muskelkraft vorübergehend in die ursprüngliche Pronationsstellung gebracht werden kann, als Ruhelage dagegen eine Mittelstellung zwischen Pro- und Supination einnimmt. — Von den zum Menschen führenden Ellbogengelenken zweigen sich

nun wiederholt andere Gelenke ab (Wiederkäuer Fig. *E*), bei welchen der Radinskopf (1) seine seitlichen Gelenkflächenränder (1′ und 1″) stark verbreitert, während die ganze Ulna mehr nnd mehr rückgebildet wird. Auch mit diesen osteologischen Veränderungen ändert das Gelenk seine Funktion: Der Unterarm verliert vollständig seine Supinationsfähigkeit, er nnd die Hand werden in dauernder Pronationsstellung fixirt; außerdem bleibt seine Beuge- und Streckfähigkeit erhalten nnd zwar in derjenigen Form, die für die Stammform des abgezweigten Gelenks typisch war. — Aus all diesen Umwandlungen des Ellbogengelenks aber ergiebt sich als allgemeiner Satz: Ändert sich osteologisch ein Gelenk, so ändert sich auch dessen Fnnktion.

### Kap. II. Die Gelenkfunktion erzeugt die Gelenkform.

In meinen Arbeiten über die Phylogenese des Säugethierfußes[1]) wies ich für das Gelenk zwischen Astragalus nnd Calcaneus nach, dass auch bei dieser Gelenkphylogenese vor Allem eine Entwickelungsrichtung zu erkennen ist, die zum menschlichen Cal.-ast.-Gelenk aufsteigt und in ihm ihren Gipfelpunkt hat. Sie verläuft derartig, dass das primitive Gelenk seine ursprüngliche Beugefähigkeit mehr und mehr verliert, während es seine ursprüngliche Streckfähigkeit beibehält. Dies wird sofort klar, vergleicht man einen Krokodil-Cal. mit einem menschlichen (Taf. VII Fig. 1 und 2). Am Krokodil-Cal. (Fig. 1) stößt die laterale Gelenkfläche (*l*) distalwärts an die Cub.-Gelenkfläche (*cub*), sie endet proximalwärts nnmittelbar hinter dem Cal.-Processus medialis (Sustentaculnm tali *m*), der bekanntlich ebenfalls eine Gelenkfläche für den Astragalus trägt. Am menschlichen Cal. endet die laterale Facette (Fig. 2 *l*) wie am Krokodil-Cal. unmittelbar hinter dem Cal.-Processus medialis (*m*) nnd hinter der von ihm getragenen Gelenkfläche, dagegen stößt sie distalwärts durchaus nicht an die Cub.-Facette des Knochens (*cub*), sondern ist von derselben durch eine große Knochenbrücke (*l′*) getrennt, die unter dem Namen Cal.-Hals keinen Gelenkknorpelbelag trägt. Es lässt sich nun nachweisen, dass der bei den Krokodilen an dieser Stelle vorhandene Gelenkknorpel nur dann mit dem Ast. in Berührung kommt, wenn der Ast. seine extremste Beugestellung am Cal. hat; bei den Säugethieren schwindet der Gelenkknorpel desshalb, weil bei ihnen diese maximale Beugefähigkeit des Gelenkes mehr

[1]) Morphol. Jahrbuch Bd. XIV, 1888, pag. 223 und Bd. XVI, 1889, pag. 402.

und mehr erlischt, der Gelenkknorpel schwindet also wegen Nichtgebrauch. Während dieser Umwandlung wächst gleichzeitig im Cal.-Ast.-Gelenk während seiner aufsteigenden Phylogenese die Befähigung für Horizontalbewegungen derartig, dass im menschlichen Cal.-Ast.-Gelenk alle Bewegungen mehr oder weniger in Horizontalbewegungen umgewandelt sind. Dies lässt sich auf folgende einfache Weise erklären: Bei den Säugethieren schwindet nicht nur der den Cal.-Hals deckende Knorpelbelag, sondern auch die darunter liegende Knochenpartie des Cal.-Halses. Am besten erkennt man dies, betrachtet man eine Reihe von Cal.- und zugehörigen Ast.-Köpfen von der Distalseite, d. h. vom CHOPART'schen Gelenk aus (Fig. 6—10). Beim Krokodil (Fig. 6) liegen die beiden Knochenköpfe (Ast. und Cal.) ganz neben einander, auch bei den Wiederkäuern noch ganz neben einander, aber der Cal.-Kopf hat bereits beträchtlich in der Breite abgenommen; beim Pferd (Fig. 7) ist er bereits an seiner oberen Seitenkante so stark atrophirt, dass der Ast.-Kopf ihn etwas überragt; dies steigert sich bei Orycteropus und bei den Hunden (Taf. VII Fig. 8) und erreicht sein Maximum beim Menschen (Fig. 9), wo der Cal.-Kopf zwar wie bisher lateralwärts vom Ast.-Kopf liegt, aber nicht mehr neben ihm, sondern in allen Punkten tiefer als er [1]).

An den vorliegenden Zeichnungen erkennt man außerdem, dass der Cal.-Kopf an der Unterseite ungefähr ebenso viel an Größe zunimmt, wie er an der Oberseite an Ausdehnung verliert, die Gründe dafür werde ich später angeben.

Die obigen Auseinandersetzungen und Figuren ergeben deutlich, woher es kommt, dass in allen höheren Cal.-Ast.-Gelenken alle Gelenkbewegungen mehr oder weniger in Horizontalbewegungen umgewandelt sind. Bei den niedrig stehenden Individuen stößt der Ast.-Kopf bei den Horizontalbewegungen stets gegen den neben ihm liegenden Cal.-Kopf, bei den höher stehenden Thieren ist dies schon viel weniger, beim Menschen gar nicht der Fall.

In den dieser aufsteigenden Entwickelungsreihe angehörigen Cal.-Ast.-Gelenken sind osteologisch allerdings nur die Charaktere

[1]) Fig. 10 Taf. VII zeigt in schematisirter Weise das Abnehmen des Calcaneus (Cal.) von seiner äußeren Rückenkante aus. Der Astragalus-Kopf (Ast.) behält bei allen Thieren die ursprüngliche Form und Lage bei; im Calcaneus-Umriss dagegen bezeichnet der Abschnitt *C* die Höhe des Krokodil-Cal., *A* die des Artiodactylen-Cal., Abschnitt *P* den Pferde-Cal., *H* den der Hunde und der Abschnitt *M* die Höhe des menschlichen Cal. Die Höhenabnahme des Cal.-Kopfes ist auf diese Weise gut zu erkennen.

ausgebildet, welche das Gelenk für Beuge- und Streckbewegungen geeignet machen, aber es sind in diesen Gelenken außerdem noch andere Gelenkbewegungen möglich, und zwar alle Bewegungen, welche überhaupt in Cal.-Ast.-Gelenken ausgeführt werden können; sie sind möglich, wenn auch ihre Charaktere im Gelenk noch nicht osteologisch ausgebildet sind. Ich nannte desshalb die Gelenke dieser Entwickelungsreihe universelle Gelenke. Aus den einzelnen universellen Gelenken entstehen nun poly- und monofunktionelle Gelenke dadurch, dass in einem der universellen Gelenke nur wenige oder gar nur eine der »latenten«, osteologisch noch nicht ausgebildeten Bewegungen vorwiegend oder ausschließlich zur Verwendung kommen und sich nun auch osteologisch im Gelenk ausbilden, wobei das Gelenk so verändert wird, dass es überhaupt die Befähigung verliert, die vernachlässigten Bewegungen weiter auszuführen. Es kann auf diese Weise jedes universelle Gelenk zum Ausgangspunkt für zahlreiche Gelenkentwickelungs-Richtungen werden, wodurch Gelenkreihen entstehen, deren Endpunkte durch streng monofunktionelle Gelenke gebildet werden. Auch war hiermit bewiesen, dass die Funktion das Gelenk erzeugt und nicht das Gelenk die Funktion.

Um wenigstens ein Bild von der Art dieser Gelenkentwickelung zu geben, füge ich in den Text eine Anzahl Figuren ein, welche in schematisirter Weise zur Darstellung bringen, wie bei universellen




Fig. 2.

niederen Placentalthieren zwischen dem Ast.- und Cal.-Kopf eine Anzahl Gelenkbewegungen ausgeführt werden und wie diese Gelenkbewegungen zur Entstehung specieller Gelenke Veranlassung geben können. Bei niederen Placentalthieren (Fig. 1) liegen, wie bereits früher bewiesen worden ist, der Cal.- und Ast.-Kopf noch ganz neben einander und stoßen außerdem mit ihren Seitenflächen in einem Gelenk (*r*) an einander, welches nur dann in Thätigkeit tritt, wenn der Cal.-Kopf am Ast.-Kopf Beuge- und Streckbewegungen ausführt, und zwar gleitet bei der Gelenkstreckung (Fig. 2, *1*) der

Cal.-Kopf (*Cal.*) am Ast.-Kopf (*Ast.*) nach unten in der Richtung des Pfeiles, bis beide Gelenkflächen (*v*) mit ihren oberen Rändern zusammenstoßen, dann ist die Bewegung erschöpft; bei der Gelenkbeugung dagegen (Fig. 2, *3*) gleitet der Cal.-Kopf am Ast.-Kopf nach oben, bis die unteren Gelenkflächenränder an einander stoßen. Andere Gelenkflächen zwischen dem Ast.- und Cal.-Kopf besitzen die universellen niederen Placentalthiere nicht, trotzdem aber kann man bei ihnen noch in anderer Weise den Cal.-Kopf am Ast.-Kopf bewegen. Bei extremer Fußeinwärtsdrehung (Fig. 2, *2*) gleitet nämlich der Cal.-Kopf am Ast.-Kopf (in der Richtung des Pfeiles) viel mehr hinab, als dies bei der normalen Gelenkstreckung geschieht, und zwar so weit, dass eine am Cal.-Kopf über der *v*-Gelenkbewegung gelegene Knochenpartie (*e*) an der Ast.-Kopf-Unterseite (bei *e*) entlang zu gleiten beginnt; es ist klar, dass dann, wenn bei einigen dieser universellen Individuen jene extreme Cal.-Kopf-Einwärtsdrehung sehr oft ausgeführt würde, an beiden Knochen die neuen Gleitstellen in ihrem Periost Gelenkknorpel ausbilden würden. In der That findet man niedere Placentalthiere (Halbaffen), bei welchen der Fuß einseitig jene Zeichen der extremen Einwärtsdrehung ausgebildet hat und auch dem entsprechend verwendet wird. — Die zweite, bei den niederen Placentalthieren im Cal.-ast.-Gelenk osteologisch nicht ausgebildete, aber trotzdem mögliche Gelenkbewegung (Fig. 2, *4*) ist eine übertriebene Beugebewegung (Superflexion) des Cal.-Kopfes am Ast.-Kopf, es gleiten bei derselben, wie bei der reinen Beugung, die *v*-Facetten der beiden Knochen so lange an einander entlang, bis ihre unteren Ränder an einander stoßen, dann aber steigt der Cal.-Kopf noch weiter am Ast.-Kopf empor, die *v*-Facetten verlassen einander und der Cal.-Kopf setzt seinen Weg so lange fort, bis ein an seinem unteren Rande vorhandener oder gleichzeitig entstehender Knochenfortsatz (*d*) an die Ast.-Kopf-Unterseite stößt und die Weiterbewegung hindert. Es lässt sich erwarten, dass dann, wenn in einem universellen Gelenk diese Bewegung vorwiegend ausgeführt würde, der Knochenfortsatz *d* und der Ast.-Kopf an ihren Berührungsstellen Gelenkflächen ausbilden würden, und in der That findet man viele in dieser Art einseitig ausgebildete, als extreme Lauforganismen bekannte, niedere Placentalthiere (Artiodactylen, Caniden) bei welchen derartige Gelenke ausgebildet sind. — Endlich entfernt sich (Fig. 2, *5*) bei den universellen niederen Placentalthieren, wenn ihr Fuß mit seiner Sohle stark auswärts gedreht wird, der Cal.-Kopf ganz vom Ast.-Kopf, wodurch das von

den beiden Knochen gebildete Gelenk zur Unthätigkeit verdammt wird und atrophiren würde, wenn von einem dieser universellen Individuen der Fuß derartig einseitig gebraucht würde. Es giebt nun eine Reihe niederer Placentalthiere ohne Gelenk zwischen Ast.- und Cal.-Kopf und mit permanent auswärts gedrehter Fußsohle und es ist kein Zweifel, dass diese Individuen derartig einseitig ausgebildete Nachkommen der eben erwähnten universellen Individuen sind.

### Kap. III. Vorgänge bei der Gelenkumbildung.

Ergaben, wie man sieht, meine bisher erwähnten Arbeiten als sicheres Resultat, dass neu entstehende Gelenke und Gelenkflächentheile aus dem Periost solcher Knochenpartien entstehen, welche erst bei übertriebener Ausführung vorher vernachlässigter Gelenkbewegungen stark an einander gerieben werden, und konnte ich dabei außerdem nachweisen, dass gleichzeitig diejenigen bereits vorhandenen Gelenkpartien ihren Knorpelbelag verlieren, welche bei dem einseitigen Gebrauch des Gelenks außer Thätigkeit gesetzt wurden, wodurch die schon früher erwähnten Beobachtungen der Pathologen auch auf vergleichend-anatomischem Gebiet ihre Bestätigung erhielten, so blieben mir doch immer noch viele Vorgänge bei diesen Gelenkveränderungen unklar und dunkel; und zwar waren es besonders jene Veränderungen, welche die Knochen selbst erleiden, ehe sie zu Trägern der Gelenkflächenpartien werden; und besonders war es mir nicht möglich festzustellen, welche Ursache bewirkt, dass das Gelenk, wenn es für eine Bewegung extrem ausgebildet wird, die Befähigung verliert, andere Bewegungen in der bisherigen Weise auszuführen. Erst meine Polemik gegen Prof. Bardeleben[1]) und die Fortsetzung meiner Fußuntersuchungen[2]) öffneten mir auch für diese Vorgänge das Verständnis. Das Resultat dieser Untersuchungen war: Alle Formveränderungen, welche die einzelnen Fußknochen während ihrer Phylogenese erleiden, haben zwei Entstehungsursachen; entweder ändert sich der Knochen selbst von innen heraus, indem er gezwungen wird, sich neuen statischen Bedingungen anzupassen: ein Knochenwachsthum, das man als internes bezeichnen kann, oder es ändert der Knochen seine Gestalt

[1]) Über den Säugethier-Prähallux. Archiv für Naturgeschichte 1891.

[2]) »Über Fußknochenvariation, ihre Entstehungsursachen und Folgen« und »Über das Fußgewölbe in seinen Hauptmodifikationen«. Gesellsch. nat. Freunde, Berlin, 1894, Nr. 1 u. 2.

dadurch, dass Bänder und Sehnentheile, die an ihm inseriren, von ihm aus mehr oder weniger ossificiren: ein Knochenwachsthum, das peripherisches genannt werden mag. Dabei ossificirt ein Band, das zwei Knochen verbindet (Fig. 3, I $c$), in verschiedener Weise: es ossificirt entweder von beiden Knochen aus gleichartig (Fig. 3, II), dann entstehen auf seine Kosten an beiden Knochen zwei gleich große, gegen einander wachsende Knochenzapfen (Fig. 3, II $c_1$ und $c_2$), oder es verknöchert vorwiegend von einem der beiden Knochen (Fig. 3, III), dann wird der Zapfen, der auf seine Kosten an diesem Knochen entsteht ($c_1$), größer als der am anderen Knochen entstehende

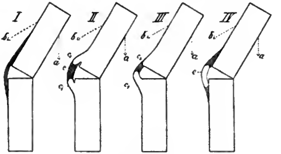



Fig. 3.

($c_2$), oder es entsteht drittens im Bande selbst ein selbständiger secundärer Knochenkern (Fig. 3, IV $c$). Verknöchert das Band von beiden Knochen, so kann dies zum Schluss zur Synostose derselben führen, oder es stoßen die auf seine Kosten entstandenen beiden Knochenfortsätze unter Gelenkausbildung an einander; entsteht im Band ein selbständiger secundärer Knochenkern, so kann er entweder durch Bandreste mit beiden Knochen verbunden sein, oder er kann mit einem oder beiden ein Gelenk ausbilden oder mit einem oder beiden nachträglich verwachsen. Endlich kann aber auch noch die Verknöcherung, die in einem Bande stattfindet, in ein mit ihm verwachsenes zweites Band übergreifen, es verhalten sich dann die als Einheit zu betrachtenden Ligamente wie ein einziges Band und können alle Verknöcherungsmodalitäten gemeinsam durchmachen. Alle diese Bandverknöcherungen sind am Säugethierfuß so häufig, dass man wohl ohne Übertreibung sagen kann: Weitaus die meisten Bänder des primitiven Säugethierfußes erleiden, während sich dieser Fuß in seine höher entwickelten zahlreichen Descendenten umbildet, derartige Verknöcherungen; und sie vor Allem sind es, welche den

Füßen und Fußknochen der einzelnen Familien, Gattungen und Arten ihr charakteristisches Gepräge verleihen.

In ganz ausgezeichneter Weise ist das Tarsus-Quergelenk ₁ (das Chopart'sche Gelenk der Anthropotomen) geeignet, als Beispiel für peripherisches Knochenwachsthum zu dienen. Es besteht eigentlich aus zwei primitiven Gelenken, aus einem Gelenk ast.-nav. und aus einem Gelenk cal.-cub. und ist dabei durch eine Reihe wichtiger Bänder in Verbindung mit benachbarten Knochen. All diese Bänder können während der Phylogenese des zugehörigen Gelenks in sehr mannigfacher Weise verknöchern. Von den auf ihre Kosten entstandenen Knochenveränderungen sind bereits lange bekannt und viel beschrieben worden die, welche ihre Entstehung aus dem menschlichen Lig. cal.-nav. plantar-laterale (Lig. interosseum der Anthropotomen) herleiten (Taf. VII Fig. 11 *pl* + *v*). Die Verknöcherung dieses Bandes kann in doppelter Weise vor sich gehen: es verknöchert einmal gleichzeitig vom Cal. und Nav. aus (Taf. VII Fig. 12 *pl'* + *v*). Am Cal. bildet es dann den Processus anterior (*v*), der, wie Gruber angegeben hat, nicht immer am menschlichen Cal. zu finden ist, sondern fehlen kann, und ferner unter Umständen als selbständiges Knöchelchen auftritt, wobei es dann entweder mit dem Cal.-Körper ein Gelenk bildet oder durch Bandfasern mit ihm verbunden ist und sich dadurch als Abkömmling des Bandes sehr deutlich zu erkennen giebt. Der auf Kosten dieses Bandes am Nav. entstehende Knochenfortsatz: Spina-, Tuberositas-, Processus nav.-plantar-lateralis (Taf. VII Fig. 12 *pl'*) kann, wenn man eine große Reihe von Menschenfüßen untersucht, durch alle Stadien seiner Entwickelung verfolgt werden, er stößt im Maximum seiner Ausbildung an den Cal.-Processus anterior und bildet mit ihm ein Gelenk aus oder sie verwachsen mit einander. Die in der Litteratur beschriebenen Fälle der auf diese Weise entstandenen Verwachsung des menschlichen Cal. und Nav. hat Max Weber zusammengestellt; unter Berücksichtigung seiner Zusammenfassung erhält man folgendes Bild von der Art dieser totalen Bandverknöcherung:

1) Das zwischen Cal. und Nav. ausgespannte Lig. cal.-nav. plantar-laterale ist unter normalen Verhältnissen bindegewebig.

2) Das Lig. cal.-nav. plantar-laterale besteht nur aus Bindegewebe ohne Knorpelzellen; es erzeugt aber durch Verstärkung eine Synarthrose zwischen Nav. und Cal., beide Knochen sind nunmehr fast unbeweglich mit einander verbunden (Fälle beschrieben von Gruber und Zuckerkandl).

3) Der am Cal. inserirende Bandabschnitt ist zum Processus anterior geworden, der am Nav. inserirende besteht aus hyalinem Knorpelgewebe, das in Ossifikation begriffen ist. Rein knorplig sind noch dieses Bandabschnitts laterale und mediale Partie, die mittlere ossificirt; ihre Verknöcherung geschieht vom Cal.-Processus anterior und vom Nav. aus, vom Nav. aus stärker, sie schreitet gegen die Mitte des Bandabschnitts vor und einige Ausläufer des Knochengewebes stoßen daselbst bereits an einander. Außerdem ist bemerkenswerth, dass eine den Bandabschnitt von der Dorsalfläche durchziehende Querrinne von beträchtlicher Tiefe genau die Bandstelle anzeigt, in welcher der Cal.-Processus anterior in den noch knorpligen distalen Bandabschnitt übergeht (Beobachtung von GRUBER und ein ähnlicher Fall von WEBER).

4) Der am Cal. inserirende Bandabschnitt ist zum Processus anterior geworden, der am Nav. inserirende besteht aus reinem Knorpelgewebe; die Synarthrose entwickelt sich ohne Grenzlinie aus dem Cal.-Processus anterior und geht unmittelbar über in die Knorpelschicht, welche am Nav. die Ast.-Facette bildet; der Cal.-Processus anterior und der knorplige Bandabschnitt sind an ihrer Oberseite also nicht durch eine Rinne von einander geschieden. Der knorplige Bandabschnitt verknöchert vom Nav. aus. (In zwei Fällen beobachtet von WEBER, einmal wahrscheinlich auch von VERNEUIL.)

5) Das Lig. cal.-nav. plantar-laterale ist einheitlich ossificirt, die einzelnen Bandabschnitte sind nicht zu unterscheiden; Cal. und Nav. sind durch eine homogene Knochenbrücke unbeweglich verbunden. (Beobachtet von HOLL, GURLT, CRUVEILHIER, LEBOUCQ).

Dass die menschliche Nav.-Tuberositas plantar-medialis wirklich einer Verknöcherung des Ligamentabschnitts ihren Ursprung verdankt, wird dadurch bewiesen, dass diese Bandverknöcherung nicht immer vom nav. aus stattfindet, sondern selbständig eintreten kann. Ein solcher Fall wird von GRUBER beschrieben: An einem linken menschlichen Fuß hatte der Cal. einen mit dem Sustentaculum tali verwachsenen Processus anterior, das Lig. cal.-nav. plantar-laterale zerfiel in drei Portionen und war gut entwickelt, auch fand sich zwischen seiner unteren Portion und dem Lig. cal.-nav. transversale (Fig. 11 *tr*) die gewöhnliche dreieckige Lücke. Dem Cal.-Processus anterior liegt an der medialen Seite dicht an ein Knöchelchen, dasselbe trägt, wie der Cal.-Processus anterior, an seiner Oberfläche eine kleine Gelenkfläche für den Ast.-Kopf, sonst ist es von allen Seiten durch

das Band eingeschlossen. An seiner lateralen Seite ist es, wie besonders bemerkt werden mag, durch kurze Gewebsfasern mit dem Cal.-Processus anterior ganz gering beweglich verbunden; die bindegewebige Grenzlinie trennt auch ihre Gelenkflächen für den Ast.-Kopf. Dieses Knöchelchen ist, wie die Beschreibung lehrt, eine Ossifikation in der Mitte des Lig. cal.-nav. plantar-laterale und zwar in dem Bandabschnitt, der am Nav. inserirt, es vertritt die Nav.-Tuberositas plantar-lateralis und beweist dadurch, dass auch diese kein dem Nav. ursprünglich angehörender Knochentheil ist.

Es kommt nun noch, allerdings sehr selten vor, dass das menschliche Lig. cal.-nav. plantar-laterale in dem Theil, welcher gewöhnlich zum Nav.-Processus plantar-lateralis wird, mit Hilfe benachbarter Bänder vom Cub. aus verknöchert, so dass alsdann das Cub. mit einem großen Fortsatz, der oben eine Gelenkfläche trägt und zwischen dem Cal.-Processus anterior und dem Nav. eingeklemmt liegt, mit dem Ast.-Kopf gelenkt. Einen solchen Fall hat Sömmering beobachtet und ich selbst habe die Gelegenheit gehabt, zwei solcher Fälle zu sehen.

Was beim Menschen nur sehr selten geschieht, die Verknöcherung des Bandes vom Cub. und Cal. aus, geschieht bei allen Wiederkäuern stets (Taf. VII Fig. 13 *v—pl'*) und desshalb gehören bei ihnen die auf diese Weise entstandenen Knochencharaktere zu den charakteristischen Bildungen des Fußes. Die Schweine zeigen ein ähnliches aber primitiveres Verhalten, weil bei ihnen aus dem Bande erst der Cub.-Fortsatz entstanden ist, während ihr sonst zum Cal.-Processus anterior werdender Bandabschnitt noch intakt vorhanden ist. Bei sämmtlichen Affen, bei den Ursiden, Caniden und Feliden verknöchert das Band so, wie normaler Weise beim Menschen, vom Cal. und Nav. aus; bei den Feliden ist dabei der Cal.-Processus anterior noch unausgebildet, als kleines Höckerchen am Cal. vorhanden, dagegen ist bei den Hyäniden das ganze Band nur vom Nav. aus verknöchert. — Bei vielen Menschen verknöchert ferner vom Cal. aus eine Strecke weit nicht nur das Lig. cal.-nav. plantar-laterale, sondern auch das Lig. transversale (Fig. 11 und 12 *tr*); es entsteht dann auf seine Kosten eine Knochenbrücke (*b*), welche den Cal.-Processus anterior (*v*) mit dem Cal.-Processus medialis (Sustentaculum tali, *m*) verbindet, wobei sie außerdem durch Gelenkknorpelbildung auf ihrer Oberfläche zur Verwachsung der Gelenkflächen dieser beiden Knochenfortsätze Veranlassung geben kann. Bei manchen Thieren, Pferde z. B. (Taf. VII Fig. 5 *tr*), bei manchen Beutelthieren und Eden-

taten (Bradypus, Taf. VII Fig. 14 *tr*) ist dieses Band so weit vom Cal. aus gegen das Nav. hin verknöchert, dass der auf seine Kosten sehr vergrößerte Cal.-Processus medialis (*m*) mit dem Cal.-Kopf in einer Ebene endet und an die Nav.-Unterseite stößt. — Gar nicht selten verknöchert ferner (Taf. VII Fig. 11 *pm*) beim Menschen das Lig. cal.-nav. plantar-mediale, welches die Nav.-Medialseite mit dem Cal.-Processus medialis (*m*) an der Innenseite verbindet, entweder vom Nav. aus, wodurch dieses eine sehr vergrößerte Gelenkfläche für den Ast.-Kopf erhält (Taf. VII Fig. 12 *pm'*), oder auch selbständig, wodurch dann ein Knöchelchen entsteht, welches am Ast.-Kopf an der Medialseite gelenkt. Vom Nav. verknöchert es außerdem bei sehr vielen Säugethierarten (Wiederkäuer, Taf. VII Fig. 13 *pm'*) und als selbständiges Knöchelchen bei vielen Nagern, wie ich in meiner Prähallux-Arbeit ausführlich klargelegt habe. — Sehr weitgehend sind bei Bradypus tridactylus im CHOPART'schen Gelenk diese Bandverknöcherungen (Taf. VII Fig. 14). Es sind bei diesen Thieren das Lig. cal.-nav. plantar-laterale (*pl*) und das Lig. cal.-nav. interosseum (*l*) gänzlich vom Nav. aus verknöchert, das Lig. transversale (*tr*) ganz vom Cal. aus, so dass bei diesen Thieren der Ast.-Kopf fast ganz in einer Knochenschale, die vom Cal. und Nav. gebildet wird, seine Bewegungen ausführt.

Die beschriebenen Bandverknöcherungen genügen zum Beweise dafür, dass am Säugethierfuß Bandverknöcherungen überhaupt vorkommen, zahlreiche andere Beweise dafür sind in meinen früher erschienenen Arbeiten nachzusehen. Um aber außerdem noch einen Begriff davon zu geben, wie häufig solche Bandverknöcherungen überhaupt auftreten, citire ich die Resultate einer erst kürzlich erschienenen Arbeit von PIPIN LÖHR und füge der Mittheilung eigene Bemerkungen bei[1]:

Beim Menschen gelenken bekanntlich das Kreuzbein und Os ileum durch ohrartige Gelenkflächen (Superficies auriculares). Nachdem nun eine Reihe Autoren, unter ihnen als erster ZAAIJER[2], dann besonders HENNIG[3] und POIRIER[4], darauf hingewiesen haben, dass

[1] PIPIN LÖHR, Über den Sulcus praeauricularis des Darmbeins und ähnliche Furchen anderer Knochen. Anatom. Anzeiger 1894, pag. 521.

[2] ZAAIJER, Untersuchungen über die Form des Beckens javanischer Frauen. Haarlem, 1866, pag. 28, 29 und ZAAIJER, Der Sulcus praeauricularis ossis ilei. Amsterdam, 1893.

[3] HENNIG, Das kindliche Becken. Im Archiv für Anatomie u. Physiologie, Anat. Abtheil., 1880, pag. 76.

[4] POIRIER, Traité d'anatomie humaine. Tome 1, Paris, 1893.

in vielen menschlichen Becken an beiden Knochen um die Gelenkfläche am vorderen und unteren Rande eine Furche herumzieht, die dem Gelenkflächenrande unmittelbar anliegt und an ihrem freien Ende von einem Knochenwall umgeben ist, der dem Gelenkflächenrande parallel läuft, wies Pipin Löhr nach, dass diese Furche bei manchen menschlichen Darmbeinen um die ganze Gelenkfläche herumläuft. Doch ist dies ihr selteneres Verhalten, da, wie Beobachtungen der anderen Autoren schon ergeben hatten, an den meisten menschlichen Darmbeinen nur Abschnitte der Furche zu finden sind. »Die freien Ränder der Furchen verhalten sich ebenso wechselnd wie die Ausprägung der Furche selbst. Der radiale Rand ist in den meisten Fällen eine scharfe Knochenkante, an der Lateralseite findet sich häufig eine Crista; an der Hinterseite der ohrförmigen Gelenkfläche geht die Furche lateral ohne scharfe Grenze in den als Tuberositas ossis ilei bezeichneten Theil des Darmbeins über. Am Kreuzbein ist die entsprechende Furche seltener anzutreffen als am Hüftbein, und sie umgiebt nie den ganzen Umfang der ohrförmigen Gelenkfläche. Am häufigsten sieht man die Rinne am unteren Rande der Superficies auricularis ossis sacri. In wenigen Fällen erstreckt sie sich, dem vorderen Rand der Gelenkfläche parallel verlaufend, nach oben. Es hat dann Löhr durch eine Reihe sorgfältig vorgenommener Präparationen festgestellt, dass die Furchen beider Knochen zur Anheftung der tiefen Faserzüge der Articulatio sacro-iliaca dienen. Dieser Umstand leitete ihn darauf, die Umgebung der Gelenkflächen anderer Knochen auf das Vorhandensein ähnlicher Furchen zu untersuchen: »Denn es wäre auffallend«, so schloss er, »wenn eine solche Erscheinung nur an zwei zusammengehörigen Skelettheilen sich finden sollte.« Das Resultat dieser Untersuchung war in Löhr's eigenen Worten: »An den meisten Knochen des menschlichen Skelets existiren Furchen, die um die Gelenkflächen herumziehen, Furchen, denen ich dieselbe Bedeutung wie am Hüft- und Kreuzbein zuschreiben muss, nämlich als Anheftungsstelle für die tiefen Faserzüge zu dienen.

»Einige der Furchen sind schon lange bekannt; z. B. ist das Collum humeri anatomicum, welches dicht an der Gelenkfläche hinzieht, als eine solche Furche aufzufassen. Andere solcher Furchen sind in älteren und neueren Werken abgebildet, ohne dass auf die Bedeutung derselben hingewiesen ist. Unterhalb der oberen Gelenkfläche der Tibia findet sich eine Furche an derselben Stelle, welche

Henle[1]) in seinem Handbuch als Margo infraglenoidalis (ein fast vertikaler hoher Rand) beschrieben hat. Es ist besser, statt des Margo von einem Sulcus zu reden. Ich bemerke dabei, dass bei Tarin[2]) der Henle'sche Margo als eine Furche bezeichnet ist.

»Über die Sulci kann ich im Allgemeinen Folgendes sagen: Man sieht im Umfang der Gelenkflächen bald mehr, bald weniger deutlich ausgesprochene Rinnen verlaufen, welche in wenigen Fällen den ganzen Umfang, in den meisten nur einen Theil desselben begleiten.

»Ich schlage zur Bezeichnung dieser Furchen den Namen Sulci paraglenoidales vor. Durch Präparation an einer Anzahl von Gelenken überzeugte ich mich, dass diese Furchen zur Insertion der die Ränder der Gelenkflächen verbindenden Bandmassen dienen. Und zwar dienen alle Sulci paraglenoidales zur Insertion der tiefen Fasern der Gelenkkapsel.«

Unter den Beispielen interessiren folgende: »Sehr häufig und deutlich sieht man diese Sulci paraglenoidales an den Knochen der Hand und des Fußes. An der Hand finden sich jedoch nur an den Carpalknochen diese Furchen, am Fuß dagegen lassen alle Knochen (Tarsalia, Metatarsalia und die Phalangen) Rinnen um die Gelenkflächen erkennen.« —

Den Lesern dieser Abhandlung wird es keinen Augenblick zweifelhaft sein, dass die Löhr'schen Mittheilungen nur Umschreibungen der von mir an dieser Stelle und früher bewiesenen Thatsache sind, dass an Knochen inserirende Bänder- und Sehnentheile (wozu auch die Gelenkkapseln gehören) von ihren Insertionspunkten aus mehr oder weniger verknöchern können. Die von Löhr erwähnten Grenzwälle seiner Sulci interarticulares sind nichts Anderes als Knochengräten, die auf diese Weise entstanden sind. Es kommt also in den von Löhr beschriebenen Knochenbildern nicht so sehr auf die um das Gelenk herumziehenden Furchen an, sondern weit mehr auf deren Grenzwälle, die Cristae paraglenoidales genannt werden könnten. Die Sulci selbst sind aber in so fern wichtig, als sie erkennen lassen, in welcher Weise solche Bandverknöcherungen ihren Ursprung nehmen; sie werfen ein helles Licht auf die Thatsache, dass die an einem Knochen inserirenden Fasern eines starken Gelenkkapsel- oder Bandabschnittes bei beginnender Ossifikation

[1]) Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. III. Aufl., Braunschweig, 1871, I. Bd., 1. Abthlg.

[2]) M. Tarin, Osteographia, seu ossium descriptio. Paris, 1753.

nicht gleichzeitig zu verknöchern beginnen: es leiten nämlich gewöhnlich die äußeren Fasern die Verknöcherung ein und dann folgen die inneren schrittweise nach. Besonders schön wird diese Thatsache bewiesen durch das peripherische Wachsthum, welches das Säugethier-Cal.-cub.-Gelenk während seiner Phylogenese an seiner Unterseite erfährt. Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass bei den Säugethieren das Cal.-Cub.-Gelenk bei seiner Phylogenese zum Menschenfuß hin an seiner Unterseite ebenso viel an Knochenmasse gewinnt, wie es an der Oberseite an Knochenmasse verliert. Das Gelenk wächst dabei an seiner Unterseite in der Weise, dass ein unter ihm liegendes, mit seiner Kapselwand verwachsenes Lig. cal.-cub.-mts. plantare von sehr beträchtlicher Stärke gleichzeitig von der Cal.- und Cub.-Unterseite aus so verknöchert, dass seine oberflächlichsten Fasern, welche seine längsten sind und vom Gelenk am fernsten inseriren, zuerst zu verknöchern beginnen, dadurch entstehen an der Cal.- und Cub.-Unterseite (Taf. VII Fig. 3 und 4) Knochenwülste, die im Beginn ihrer Ausbildung weitab vom Cal.-cub.-Gelenk liegen. Haben diese Wülste auf Kosten ihrer Bandfasern eine bestimmte Größe erreicht, dann verknöchern, während sie ihr Wachsthum auf Kosten ihrer Bandfasern fortsetzen, auch die unter ihnen liegenden Bandfasern von ihren Insertionspunkten aus, und dies setzt sich fort, bis der ganze Bandabschnitt aufgebraucht ist. So wachsen auf Kosten des Bandes beide Knochenfortsätze langsam gegen einander vor, bis sie zum Schluss unterhalb des Gelenkes an einander stoßen und an ihren Berührungsflächen für einander Gelenkflächen ausbilden. Da auf diese Weise die äußeren Bandfasern den tieferen in der Verknöcherung etwas voraus sind, stoßen gewöhnlich die gegen einander vorrückenden Knochenfortsätze zuerst mit ihren tieferen Partien an einander und es zeigt sich dann das interessante und wichtige Faktum, dass die auf ihnen entstehenden Gelenkflächen von dem ursprünglichen Cal.-cub.-Gelenk durch eine nicht überknorpelte Knochenpartie getrennt sind. Erst im letzten Stadium dieser Bandverknöcherung verwachsen diese selbständig entstandenen Gelenkflächen untrennbar mit den ursprünglichen Gelenkflächen und bilden alsdann Ausbuchtungen derselben. Beispiele hierfür sind in meinen früher erschienenen Arbeiten enthalten.

Ebenso wie Bandabschnitte können Sehnenabschnitte verknöchern, und zwar einmal direkt von einem ihrer Insertionspunkte aus, dann auch selbständig, indem in ihnen sekundäre Knochenkerne entstehen; das Letztere geschieht gewöhnlich dort, wo Sehnen an

benachbarten Knochen vorüberziehen und dieselben als Rollen benutzen. Als besonders auffälliges Beispiel ist zu erwähnen das Verhalten der Musculus peronaeus longus-Endsehne. Bei den Hundsaffen verknöchert ein Abschnitt dieser Sehne direkt vom $Mts_1$ aus, dies geschieht auch bei allen Raubthieren, bei Myrmecophaga-Arten und in ganz extremer Weise bei den Halbaffen, außerdem findet man bei den Altweltaffen in dieser Endsehne, wo sie am Cub. reibt, einen selbständigen Knochenkern, dem beim Menschen ein entsprechend gelegener Knorpelkern entspricht, der zuweilen verknöchern kann. Ferner reibt bei den Gürtelthieren am Sustentaculum tali an der Unterseite ein großer Knochenkern, der hervorgegangen ist aus dem entsprechenden Abschnitt der bei anderen Thieren an derselben Stelle reibenden, aber bindegewebig bleibenden Musc. digitorum flexor profundus-Endsehne (M. flexor hallucis longus-Endsehne der Anthropotomen).

Dass zahlreiche Sehnen Insertion an Knochenzapfen oder Knochengräten haben, ist eine so auffällige Thatsache, dass sie schon sehr früh den Anatomen aufgefallen ist, auch ist schon lange bekannt, dass für diese Knochenzapfen und -Gräten die Thätigkeit der Muskeln bestimmend ist. Dies geht schon daraus hervor, wie VIRCHOW[1]) zuerst angegeben hat, dass die Knochenvorsprünge, welche den Sehnenansätzen der Muskeln entsprechen, um so größer sind, je kräftiger die Muskeln wirken und sich ausbilden. Die Thatsache ist so bekannt, dass alle Forscher, welche über die physiologischen Ursachen des Knochenwachsthums nachgedacht haben, auch diese Sehnenansatzstellen aus ihren Theorien zu erklären suchten. Diejenigen Forscher, welche der Ansicht sind, dass Druck Knochenwachsthum vermindere, verminderter Druck vermehrtes Knochenwachsthum erzeuge, erklären, dass der Knochenkörper an der durch Muskelzug druckentlasteten Stelle zu stärkerem Wachsthum befähigt werde und dass so die Knochenmasse vom Knochenkörper aus gleichsam in den entleerten Raum hineinfließe, während ZSCHOKKE[2]), welcher mit anderen Forschern annimmt, dass

[1]) RUDOLPH VIRCHOW, Untersuchungen über die Entwickelung des Schädelgrundes. Berlin, 1857, pag. 113, 115. Derselbe, Gesammelte Abhandlungen zur wissenschaftlichen Medicin. Berlin, 1856, pag. 923. Derselbe, Knochenwachsthum und Schädelformen. VIRCHOW's Archiv, Bd. XIII, 1858. Derselbe, Deutsche Klinik, 1858, Nr. 13, pag. 134.

[2]) ZSCHOKKE, Weitere Untersuchungen über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebraten-Skelets. Zürich, 1892, pag. 18 u. f.

Druck für das Knochenwachsthum das Reizmittel sei, sich auf die Thatsache stützt, dass jeder Muskel wegen seiner tangentialen Anheftung am Knochenkörper auf diesen nicht nur einen Zug, sondern auch einen Seitendruck ausübe, und dass gerade dieser Seitendruck es sei, der den Knochenkörper an der gedrückten Stelle zu einem Zapfen oder einer Gräte auswachsen lasse. Ohne dass ich schon hier auf die verschiedenen Ansichten über das Knochenwachsthum und seine physiologischen Ursachen eingehe, erkläre ich, dass es auf vergleichend-anatomischem Wege bei Vergleichung von phyletisch auf einander folgenden Arten und auch auf dem Gebiet der Varietätenbildung bei Individuen einer Art nachweisbar ist, dass die Thiere, welche derartige Knochenfortsätze und Knochengräten besitzen, aus Thieren hervorgegangen sind, welche derartige Knochenfortsätze nicht besitzen, und dass bei Thieren mit solchen Knochenfortsätzen die ansitzende Sehne um einen entsprechenden Abschnitt verkürzt ist, um einen Abschnitt, der bei Thierarten oder Individuen derselben Art, die solche Knochenfortsätze nicht haben, stets intakt gefunden werden; was eben beweist, dass die Fortsätze aus den Sehnenabschnitten entstanden sind und mit den Knochenkörpern direkt nichts zu thun haben.

Auf die histologischen Vorgänge, welche im Bindegewebe bei dieser Entstehung der Knochenzapfen, Band- und Sehnenknochen eintreten, gehe ich nur in so fern ein, als ich erkläre, dass, so weit ich beobachten konnte, die entstehenden Knochenpartien durch ein Knorpelstadium präformirt werden; doch hat dies für diese Untersuchungen einen ganz sekundären Werth. Da indess in neuerer Zeit von einigen Anatomen bei ihren vergleichend anatomischen Versuchen ein großes Gewicht darauf gelegt wird, ob ein Knochen knorpelig oder bindegewebig präformirt wird, und von ihnen alle Knochen, welche während des Embryonallebens knorpelig präformirt werden, als phylogenetisch alte und als »zum Skelet gehörige« angesehen werden, während die bindegewebig präformirten dies nicht sein sollen, sehe ich mich genöthigt, hier folgende Angaben einzuflechten, auf welche ich an anderer Stelle noch ausführlicher zurückkommen werde, und die verhindern sollen, dass man behaupte, ich habe in meinen Beispielen von den Fischen und Amphibien auf die Säugethiere vererbte degenerirende Skeletknochen und Knochentheile als neuentstehende Bildungen angesehen. Es wird Niemand leugnen, dass das Schlüsselbein zu den Skeletknochen der Säugethiere gehört und von Menschen und den Säugethieren phylogenetisch

ererbt worden ist, und doch entsteht es ontogenetisch aus bindegewebiger Grundlage[1]; und nur ein von Kenntnissen wenig geplagter Untersucher wird Widerspruch erheben gegen die von Rudolph Virchow, Fürbringer[2]), Hertwig[3]), Ranvier[4]), Tillmanns[5]), Colomiatti[6]), Hagen-Torn[7]), Hammar[8]), Weichselbaum[9]) und viele andere Forscher vertretene und durch zahlreiche Beispiele bewiesene Thatsache, dass das Knorpelgewebe aus dem Bindegewebe durch »histologische Metamorphose« entsteht, und dass aus derartig entstandenen Knorpelkernen Knochenkerne entstehen können, indem Knochenzellen in das Knorpelgewebe eindringen, es zerstören und ersetzen; so entstehen ja die Rippen durch einen Verknorpelungsprocess in den die Muskelsegmente trennenden Bindegewebsblättern (aus den Ligamenta intermuscularia); dann kennt man ferner ein häutiges, später verknorpelndes Primordialcranium, das noch später zur knöchernen Schädelkapsel wird, etc. Diese Beobachtungen lehren unwiderleglich einmal, dass histologische Vorgänge der Knochenontogenese zu phylogenetischen Schlüssen nicht verwendet werden dürfen, und zweitens, dass bei allen gegenwärtig lebenden Wirbelthieren jeder Zeit »wahre« Knochen sekundär entstehen können, da all' diese Thiere Bänder und Sehnen besitzen und diese bindegewebigen Bildungen die latente Fähigkeit in sich tragen, ganz oder zum Theil in Knorpelgewebe umgewandelt zu werden. Werden also in einer Thiergruppe Knochenkerne während des Fötallebens knorpelig angelegt, so ist dies kein Beweis dafür, dass diese Knochen ein

---

1) O. Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. Jena, 1893, pag. 577.

2) Max Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Bd. II, Kap. 2 ff. (pag. 840 u. f.)

3) l. c. pag. 569.

4) Ranvier, Les éléments et les tissus du système conjonctif. Journal de micrographie, 1889—91.

5) H. Tillmanns, Beiträge zur Histologie der Gelenke. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 10, 1874. Derselbe, Zur Histologie der Synovialmembranen. Archiv für klinische Chirurgie 19, 1875.

6) J. V. Colomiatti, Contribuzione allo studio delle articolazione. Giorn. delle R. Acad. di Medicine di Torino, 1876.

7) Hagen-Torn, Entwickelung und Bau der Synovial-Membranen. Archiv für mikroskopische Anatomie 1894, Heft 2.

8) J. A. Hammar, Beiträge zum feineren Bau der Gelenke. Theil I: Die Gelenkhaut. Archiv für mikroskopische Anatomie 1894, Heft 2.

9) Weichselbaum, Die senilen Veränderungen der Gelenke und ihr Zusammenhang mit Arthritis deformans. Wiener Sitzungsberichte 1877 (Jahrg. 75), Abth. 3, pag. 199.

phylogenetisch hohes Alter haben, um so weniger, weil bekanntlich bei vielen Individuen im Fötalleben Knochenkerne jüngeren phyletischen Alters gleichzeitig mit Knochen angelegt werden, die ein phyletisch hohes Alter haben. So haben die Placentalthiere ihre Patella zweifellos erst als Placentalthiere erworben, da die Patella noch sehr vielen Beutelthieren fehlt und alle Beutelthiere, und mit ihnen die Placentalthiere, sicherlich einer gemeinsamen Stammform entspringen, der also die Patella gefehlt haben muss, und doch wird beim Menschen die Patella gleichzeitig mit den anderen Skeletknochen im zweiten Monat angelegt. Ja noch mehr, bei den höheren Wirbelthieren entwickelt sich im Embryonalleben aus dem Embryonalgewebe zuerst gerade das Knochengewebe, welches zweifellos von allen Körpergeweben das phylogenetisch jüngste ist. Wenn aus dieser seiner Ontogenese Jemand schließen würde, dass es das phylogenetisch älteste Gewebe ist, so würde er sich eben einer sehr großen Täuschung hingeben. Aber selbst Gegner dieser Bindegewebsmetamorphose werden die Thatsache nicht leugnen können, dass in sehr vielen, ja wahrscheinlich in alle stärkeren Band- und Sehnenpartien Knorpelzellen einzeln und in Gruppen eingestreut sind: das ist von den oben erwähnten Forschern für Bänder, Sehnen und Gelenkkapseln, von Eichbaum für Sehnenscheiden mit absoluter Sicherheit nachgewiesen worden. Nun würde wohl kein Gegner der Bindegewebsmetamorphose widersprechen, wenn ich annehmen würde, dass sich diese in Bindegewebe eingebetteten Knorpelzellen unter Verdrängung des Bindegewebes stark vermehren können und so Zellherde bilden, was ja in vielen Fällen nachweislich der Fall ist. Solche Knorpelzellgruppen könnten dann natürlich auch durch spätere Verknöcherung zur Entstehung sekundärer Knochen Veranlassung geben. In jedem Fall ist also die sekundäre Entstehung »wahrer« Knochen in Bändern und Sehnen histologisch denkbar und kommt nicht selten vor.

(Schluss folgt.)

# Referate.

Demoor, J., Contribution à la physiologie de la cellule. — Individualité fonctionelle du protoplasma et du noyau. (Bulletin de la Soc. Belg. de Microscopie. T. XX, 1894, pag. 36—40.)

Verf. benutzte zunächst als Versuchsobjekte die Staubfädenhaare von Tradescantia virginica, die schon vielfach zu Untersuchungen über Plasmaströmung verwandt wurden und außerdem auch den Verlauf der Karyokinese am lebenden Objekt zu verfolgen gestatten. Er beobachtete an denselben die bemerkenswerthe Thatsache, dass mit der durch Übertragung in Wasserstoff, Kohlensäure oder in den luftleeren Raum bewirkten Sistirung der Plasmaströmung keineswegs auch die karyokinetische Kerntheilung unterbrochen wird. Vielmehr verlief dieselbe nach der Sauerstoffentziehung in ganz normaler Weise bis zum Auseinanderweichen der beiden Tochterkerne und zur Rückkehr in das Ruhestadium; nur die Ausbildung einer Zellmembran im Äquator der karyokinetischen Figur unterblieb. Wurde später wieder Sauerstoff zugelassen, so näherten sich die beiden Tochterkerne einander wieder, und es erschien in der Mitte der in der Äquatorialebene stark ausgedehnten achromatischen Figur eine feine Granulirung, in der während des alsbald eintretenden abermaligen Auseinanderweichens der Tochterkerne die neue Scheidewand gebildet wurde. Ebenso wie Sauerstoffentziehung wirkt ferner auch die durch Chloroform, Paraldehyd oder Ammoniak bewirkte Anästhesirung. Nur wurde bei längerer Einwirkung dieser Substanzen auch der Kern anästhesirt.

Wurden die Zellen in reinen Sauerstoff gebracht, so trat eine Beschleunigung im Verlauf der Karyokinese ein. Außerdem zeigte diese in so fern ein abnormes Verhalten, als nach dem Auseinanderweichen der Chromosomen die achromatische Figur in der Äquatorialebene stark eingeschnürt wurde. Erst später traten dann in dieser Ebene die alsbald zu einer Membran verschmelzenden Mikrosomen auf; und es fand dann unter gleichzeitigem Zusammenrücken der beiden Tochterkerne und unter abermaliger Ausdehnung der achromatischen Figur ein entsprechendes Wachsthum der gebildeten Scheidewand statt.

Außerdem operirte Verf. auch mit Leukocyten und konnte bei denselben ebenfalls feststellen, dass die amöboiden Bewegungen und die Fragmentation des Kernes sich noch in der normalen Weise abspielen, wenn die Bewegungen des Protoplasmas bereits durch Sauerstoffentziehung oder Anästhesirung vollständig sistirt sind.

Es dürfte sich gewiss verlohnen, diese Untersuchungen auf weitere Objekte auszudehnen. A. Zimmermann (Tübingen).

Schmid, Bernhard, Über die Lage des Phanerogamen-Embryos. (Botanisches Centralbl., 1894, Bd. 58, pag. 1.)

Verf. hat die Frage, ob die Schwerkraft irgend einen Einfluss auf die Orientirung und Entwickelung des Phanerogamen-Embryos ausübt, einer anatomischen und experimentellen Untersuchung unterzogen. Um zunächst das Verständnis der anatomischen Untersuchungen zu erleichtern, will ich kurz darauf hinweisen, dass die in den Samenknospen der Phanerogamen enthaltene Eizelle sich stets an dem der Mikropyle zugewandten Ende des Embryosacks befindet. Sie entwickelt sich hier nach der Befruchtung in der Weise, dass das Wurzelende des Embryos der Mikropyle zugekehrt ist, während die Stammspitze von dieser fortwächst. Offenbar lässt sich also bei den Phanerogamen aus der Lage der Mikropyle direkt die Orientirung der Wachsthumsachse des Embryos ableiten. Verf. hat denn auch in dieser Weise für eine große Anzahl verschiedenartiger Gewächse die Orientirung der Samenknospen zum Erdradius festgestellt und fand, dass eine einfache Beziehung zwischen der Wachsthumsrichtung des Embryos und der Schwerkraft nicht besteht. Es zeigen nämlich nicht nur verschiedene Pflanzen alle nur möglichen Orientirungen der Samenknospen, sondern es findet auch bei manchen Gewächsen im Laufe der Entwickelung eine allmähliche Änderung in der Orientirung der Samenknospen statt, während dieselben bei anderen Gewächsen innerhalb ein und derselben Blüthe alle nur möglichen Lagen zum Erdradius einnehmen. Da nun aber alle diese Samenknospen normale Samen hervorbringen, so scheint es ausgeschlossen, dass die Schwerkraft einen maßgebenden Einfluss auf die Entwickelung derselben ausübt.

Trotzdem hielt es Verf. aber für geboten, diese Frage noch einer experimentellen Untersuchung zu unterziehen. Bei dieser wurden Samenknospen, die bei der normalen Entwickelung eine konstante Orientirung zur Schwerkraft besitzen, künstlich in eine inverse Lage gebracht. Es zeigte sich nun bei diesen Versuchen, dass einerseits die aus den so behandelten Samenknospen hervorgegangenen Samen Embryonen enthielten, die im Verhältnis zur Mikropyle normal orientirt waren, sich also im Verhältnis zum Erdradius in inverser Lage entwickelt hatten. Andererseits verhielten sich diese Samen auch bei der Keimung vollständig normal.

Als Hauptresultat der vorliegenden Arbeit kann also der Satz aufgestellt werden, dass die Entwickelung und Gestaltung des phanerogamen Embryos von der Schwerkraft unabhängig ist. Verf. hat somit bei Pflanzen dasselbe gefunden als im Jahre 1884 W. Roux an Froscheiern durch langsame Rotation derselben in einer senkrechten Ebene.

A. Zimmermann (Tübingen).


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig

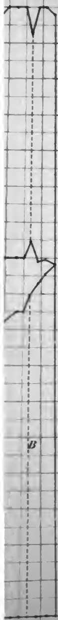



Fig. 4.

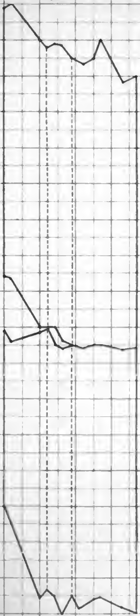
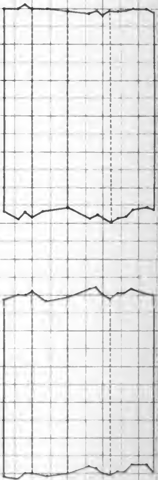
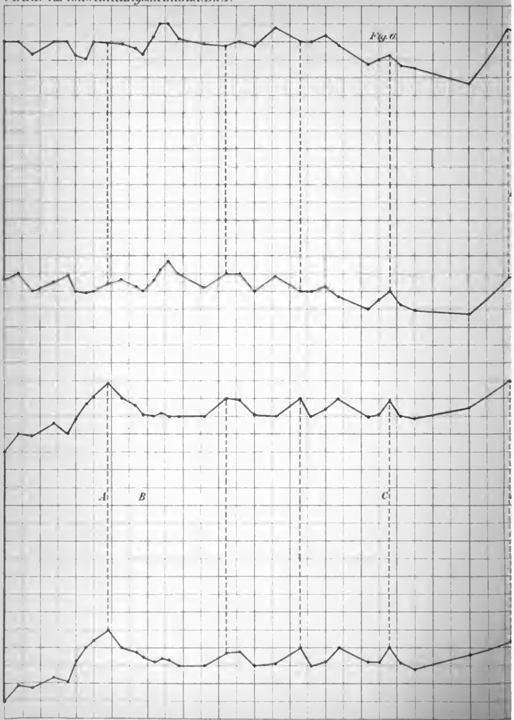
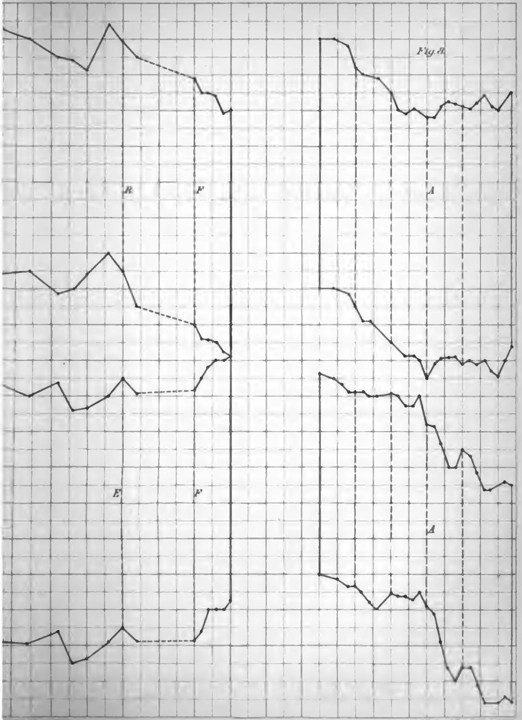


Fig. 5.

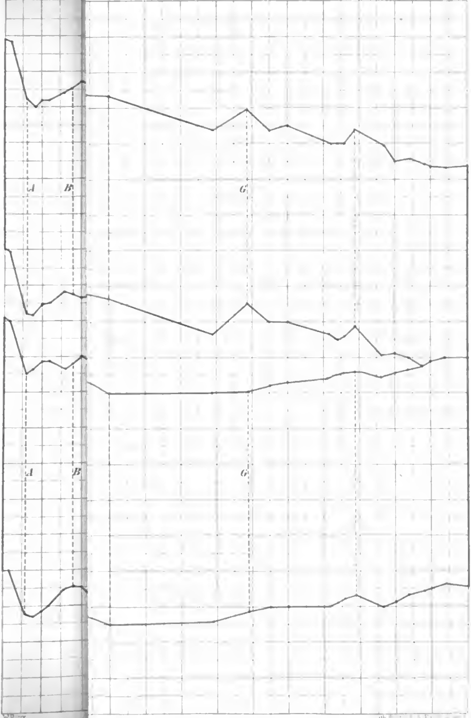



Fig. 6.
A
B
C





Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


A
B
G
A
B
G

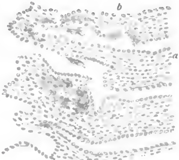



Fig. 1.



Fig. 3.

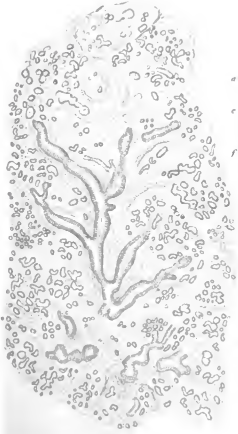


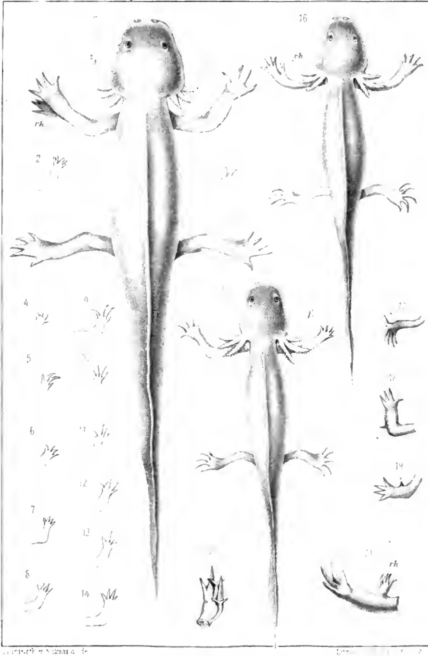
Fig. 4



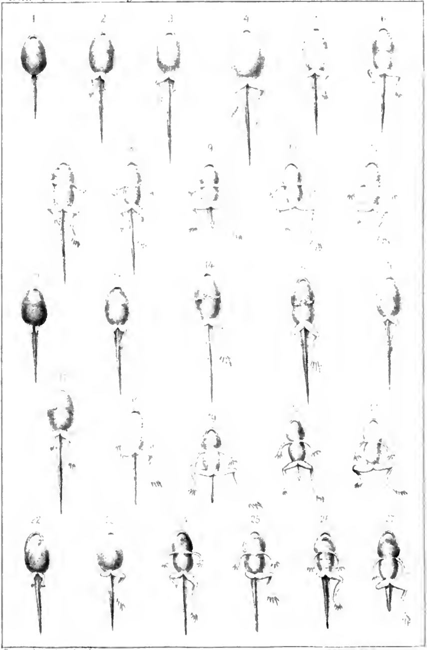

Fig. 2.

Ribbert del.

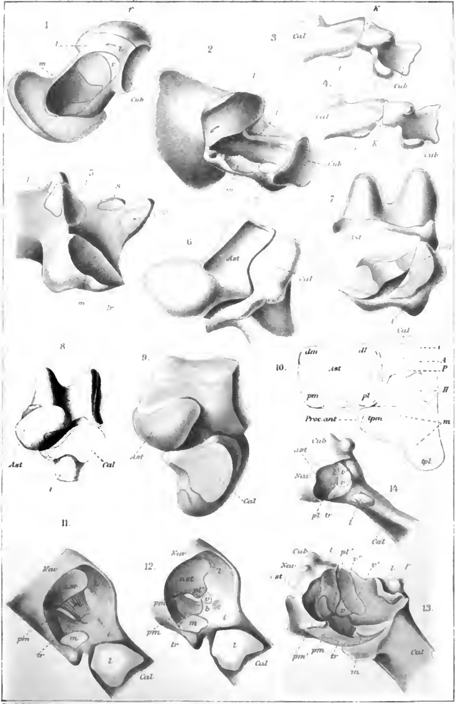
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.



Verlag v. Wilh. Engelmann




Verlag v. Wilh. Engelmann



Ew. E. Ribaarsen Sc. Wilh. Engelmann

# PROGRAMM UND FORSCHUNGSMETHODEN

DER

# ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN

LEICHTVERSTÄNDLICH DARGESTELLT

VON

**WILHELM ROUX**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND DIREKTOR DES ANATOMISCHEN INSTITUTS ZU HALLE a/S.

ZUGLEICH EINE ERWIDERUNG AUF O. HERTWIG'S SCHRIFT: BIOLOGIE UND MECHANIK.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1897.

Separatausgabe der Abhandlung:

**„Für unser Programm und seine Verwirklichung"**

in dem Archiv für Entwickelungsmechanik Band V.

# Inhalt.

## Einleitung.

Das Programm der Entwickelungsmechanik erwirbt sich, wie die zahlreichen Autoren des Archivs für Entwickelungsmechanik und ihre werthvollen Arbeiten bekunden, immer mehr werkthätige Anhänger unter den biologischen Forschern.

Auch unter Männern, welche andere Forschungsrichtungen pflegen, gewinnt unsere Richtung an Ansehen und Interesse; das zeigt sich sowohl durch Zustimmung wie auch in allmählich laut werdendem Widerspruch.

Am meisten haben sich mit den Deutschen die Amerikaner der Vereinigten Staaten und die Italiener erfolgreich an unseren Bestrebungen betheiligt; fast ganz fehlen noch die Engländer; angefangen haben die Franzosen; die jüngst von zwei berühmten Forschern derselben: von E. G. Balbiani und L. Ranvier begründeten Archives d'Anatomie microscopique haben auch die Entwickelungsmechanik in ihr Programm aufgenommen.

Die Zahl der laut hervortretenden Gegner der Richtung ist noch gering, die Zahl der bloß passiven Widerstand Leistenden dagegen bedeutender. Der Widerstand gegen eine neue Richtung, zumal wenn sie besondere Vorkenntnisse und Methoden erfordert, kann nicht auffallen.

Wir freuen uns der Zustimmung und suchen unsere Gegner zu widerlegen und zu bekehren. Der Widerlegung, hoffentlich auch der Bekehrung sollen die nachstehenden Ausführungen dienen; doch ist es zugleich unser Zweck, das Besondere des Programms der Entwickelungsmechanik und der zu seiner Verwirklichung nöthigen Methodik durch Gegenüberstellung und Abgrenzung gegen das Herkömmliche gemeinverständlicher zu machen sowie vorgekommene

irrthümliche Auffassungen zu berichtigen. Dabei sollen Programm und Methoden hier in früher noch nicht gegebener Vollständigkeit und Ausführlichkeit dargestellt werden. Wir geben uns der Hoffnung hin, dass nunmehr Jeder, auch der bis jetzt ferner Stehende, welcher diese Schrift mit einiger Aufmerksamkeit gelesen hat, zu vollkommener Klarheit über das Programm der Entwickelungsmechanik und über die zu seiner Verwirklichung nöthige Methodik gelangt sein wird.

Wir haben das Programm der Entwickelungsmechanik bisher vielleicht zu sehr für sich dargestellt und es dabei versäumt, die specifischen Unterschiede desselben von anderen Forschungsrichtungen genügend hervorzuheben. Das soll nun, wenn es der Fall war, hier mit nachgeholt werden.

Einer der gegnerischen Autoren, Osc. Hertwig, widmete den entwickelungsmechanischen Bestrebungen jüngst eine 200 Seiten starke Schrift[1]), in deren erster Hälfte er die Entwickelungsmechanik im Allgemeinen, in der zweiten Hälfte einige Specialarbeiten von mir kritisirt und erstere wie letztere durchweg abfällig beurtheilt.

Der Autor hat sich viel Mühe gegeben, die Irrwege, auf denen er mich und die Genossen gleichen Strebens glaubt, zu erkennen und deutlich zu schildern. Nach dem, was ich gelegentlich vernommen habe, glaube ich vermuthen zu dürfen, dass er in dem einen oder anderen Punkte eine gewisse Zustimmung bei manchen anatomischen und zoologischen Kollegen finden wird. Das ist für mich Veranlassung, auf diese Einwendungen näher einzugehen.

Hertwig ist, kurz gesagt, der Meinung, dass unser Programm unklar und nicht neu, dass ebenso unsere Arbeitsweise nicht neu ist, dass daher auch der Name Entwickelungsmechanik überflüssig, außerdem aber unrichtig erscheine; ferner glaubt er, dass auf dem von uns betretenen Wege ein wesentlicher Fortschritt der biologischen Erkenntnis nicht zu erwarten, noch dass ein solcher nach dieser Seite hin überhaupt nöthig ist. Deutlicher kann man einer neuen Richtung ihre Existenzberechtigung allerdings kaum absprechen.

Ein anderer Autor, O. Bütschli (Litt. 3), behandelt nur ein methodologisches Bedenken, nämlich die Möglichkeit, oder nach seiner Meinung richtiger die Unmöglichkeit, aus Versuchen am lebenden Objekte auf normales Geschehen zu schließen.

---

[1]) O. Hertwig, Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwickelungsmechanischen Naturgesetzen von Roux. Jena 1897. 211 Seiten.

Da Hertwig das Thema im Ganzen behandelt hat, so ist es angemessen, dass wir uns in unserer Erörterung mehr an seine Darstellung anschließen und die Besprechung des Bedenkens Bütschli's an geeigneter Stelle einfügen.

Die Bekämpfung unseres Programms durch Hertwig erinnert in Manchem — si parva licet componere magnis — an die Bekämpfung, welche die Darwin'sche Descendenzlehre erfuhr, ferner an die Bekämpfung von Haeckel's Gastraeatheorie, sowie der ersten direkt ursächlich forschenden Bestrebungen His'. Wir lesen jetzt mit Staunen, welchen Angriffen diese Lehren damals, als sie noch neu waren, begegneten, und was für absonderliche und missverständliche Einwendungen gegen sie erhoben worden sind. Wir zweifeln nicht, dass die nächste Generation mit derselben Verwunderung die jetzt gegen uns erhobenen Einwendungen lesen wird. Immerhin muss die bessere Einsicht erst allmählich erworben und erkämpft werden. Diesem Zwecke dienen die nachstehenden Ausführungen.

## I. Das Ziel und die besonderen Aufgaben der Entwickelungsmechanik.

### Ia. Frühere Darlegungen des Programms.

Im Laufe der Jahre sind die Ziele der Entwickelungsmechanik und die nächsten aus ihnen sich ergebenden neuen Aufgaben bei verschiedenen Gelegenheiten von mir erörtert worden; dabei wurde die Formulirung derselben zugleich etwas verbessert.

Wir beabsichtigen zunächst, das Wesentliche der früheren Darstellungen, so weit sie eine fortschreitende Reihe bilden, zu reproduciren. Da es das Verständnis schwieriger Gegenstände erleichtert, dieselben in verschiedenen Fassungen behandelt zu sehen, so werden die bei dieser Reproduktion unvermeidlichen, kleinen Wiederholungen in veränderter Form bei dieser für weitere Kreise bestimmten Schrift wohl keinen Anstoß erregen.

Unser Gegner hat nach Belieben einzelne Stellen aus den verschiedenen Darstellungen zur Verwendung ausgewählt, dabei aber viele wesentliche Theile, ich kann sagen, die wesentlichsten Theile unseres Programms unberücksichtigt gelassen[1].

[1] Wir werden daher, um den Lesern des hier folgenden Wiederabdruckes unserer programmatischen Darstellungen das Verständnis der späteren Diskussion zu erleichtern, die wenigen, das Wesen der Sache bezeichnenden *Theile, die von Hertwig* sei es durch wörtliche Citate oder doch inhaltlich *benutzt*

Die erste Fassung und Motivirung wurde im Jahre 1885 in der Einleitung zu meinen »Beiträgen« zur Entwickelungsmechanik des Embryo (Litt. 1, Bd. II. pag. 2—4) gegeben. Sie lautet:

»Die beschreibende Embryologie ist durch unermüdlichen Fleiß und Scharfsinn vieler Forscher seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts so weit gefördert worden, dass wir fast von jedem Organe der Wirbelthiere und vieler Wirbellosen bis zu einem gewissen Grade der Genauigkeit diejenigen ‚Formveränderungen' kennen, unter denen sich dasselbe successive aus dem befruchteten Ei hervorbildet.

»Nachdem somit schon ein annähernder Überblick über die formalen Veränderungen, welche während der Entwickelung vor sich gehen, gewonnen ist, ist es wohl berechtigt, noch einen Schritt weiter, nach der Kenntnis der ‚Vorgänge' zu streben, durch welche diese Formwandlungen hervorgebracht werden.

»Dieses weitere Ziel lässt sich in zweifacher Weise auffassen: einmal wiederum formal, sofern bloß die ‚formalen' Vorgänge erkannt und beschreibend dargestellt werden sollen. *Als das letzte Ziel dieses Strebens würde die vollkommene Kenntnis des Weges zu bezeichnen sein, welchen jedes gesonderte Bahnen einschlagende Theilchen des befruchteten Eies bis zu seiner, des Theilchens, letzten Verwendung zum Aufbaue des Organismus durchläuft, verbunden mit der Kenntnis des Weges aller von außen aufgenommenen und bis zur Vollendung der Entwickelung des Individuums zum Aufbaue irgendwie verwendeten Theile* [sowie die Kenntnis der Anordnung aller dieser Theilchen zu einander in jedem Moment der Entwickelung][1]. Erst mit der Wiederausscheidung der Theilchen aus dem Organismus würden wir dieselben vor Erreichung des Kulminationspunktes der Entwickelung aus unserer Beobachtung entlassen. Dem Anfange derartiger Betrachtung hätte die Kenntnis der Lagerungsbeziehung aller Theile des seine Entwickelung beginnenden Eies zu einander voranszugehen.

*worden sind, durch kursiven Druck*, die zur Ergänzung nöthigen, von uns in der Diskussion herangezogenen Sätze dagegen durch gesperrten resp. fetten Druck kenntlich machen. Hertwig's Citate beziehen sich statt auf das Wesen der Sache überwiegend auf unsere Aussprüche über die Neuheit, Wichtigkeit und Schwierigkeit der Entwickelungsmechanik. Aus der nachstehenden Darstellung ergiebt sich, dass wir auch diese Äußerungen alle voll vertreten, ohne jedoch ihre wörtliche Wiederholung an dieser Stelle für nöthig zu erachten.

[1] Die in eckige Klammern [] gesetzten Theile bezeichnen gelegentlich der Herausgabe meiner »Gesammelten Abhandlungen« gemachte Zusätze.

»Dies wäre die deskriptive Definition der vor uns liegenden weiteren Aufgabe der Embryologie; kurz gefasst also: *die vollkommene Beschreibung aller, auch der kleinsten Entwickelungsvorgänge als ‚Substanzbewegungen' der Theile des Eies und der von ihm aufgenommenen Theile bis zur vollen Entwickelung des Individuums, gestützt auf die vollkommene Kenntnis der Anordnung und äußeren Beschaffenheit jedes kleinsten Theilchens des befruchteten Eies*: eine ‚Kinematik der Entwickelung', wenn wir, wie wohl zu empfehlen ist, uns an AMPÈRE's Eintheilung der Bewegungslehre anschließen.

»Wenn wir diese Kenntnisse hätten, so würden wir im Stande sein, die ganze embryonale Entwickelung rein deskriptiv darzustellen und sie somit als eine deskriptive Wissenschaft zu behandeln [im Sinne KIRCHHOFF's, welcher die Mechanik als eine beschreibende Wissenschaft bezeichnet und behandelt].

»Wir werden aber dieses Ziel nicht nur nie erreichen, sondern auch nicht einmal uns ihm bloß durch ‚Beobachtung' des ‚normalen' Geschehens erheblich viel weiter zu nähern vermögen, als es bereits geschehen ist. Dies aus dem Grunde, weil sowohl diejenigen Bewegungen der Theilchen, welche gruppenweise die einzelnen, äußerlich sichtbaren Formwandlungen hervorbringen, wie auch die Bewegungen, welche die sogenannten qualitativen Veränderungen hervorbringen, ihrer Hauptsache nach der direkten Beobachtung entzogen sind.

»Gleichwohl ist nicht von vorn herein zu sagen, dass wir dauernd auf die Kenntnisnahme von ihnen verzichten müssten, denn es giebt noch einen anderen Weg, sie kennen zu lernen, den des induktiven und deduktiven Schließens auf Grund der Causalität.

»Es leuchtet ein, dass die Entwickelungsbewegungen der Theilchen des seine Entwickelung beginnenden Eies nach dem ersten Momente der Entwickelung, wenn überhaupt, so nur einen kleinsten Zeitraum und eine minimalste Strecke hindurch selbständige, d. h. rein dem eigenen Beharrungsvermögen folgende sein werden, dass im nächsten Momente schon gegenseitige Beeinflussungen stattfinden müssen, welche in den dadurch hervorgerufenen Veränderungen eben die Entwickelung darstellen.

»Es leuchtet weiterhin ein, dass, wenn wir die gegenseitige Lagerungsbeziehung aller Theile des Eies im Momente des Entwickelungsbeginnes, nebst den Beschleunigungen, die jedem derselben

dabei ertheilt worden sind, und die den Theilchen immanenten Kräfte selbst kennten, wenn somit alle ,inneren Ursachen' der Entwickelung eines einzigen Momentes der Entwickelung und weiterhin noch alle von außen hinzukommenden Komponenten während des ganzen Verlaufes der Entwickelung uns bekannt wären, wir daraus die künftigen Entwickelungsbewegungen aller Theilchen abzuleiten und so die Lücke der direkten Beobachtungen anszufüllen vermöchten. Eine derartige ,ursächliche' Entwickelungslehre würde den Namen ,Kinetik' der Entwickelung verdienen.

»Wir werden keine von beiden so unterschiedenen Wissenschaften vollendet sehen; aber wir werden immer beide mit einander zu pflegen haben, um auf beiden Wegen uns unserem Ziele zu nähern; der somit nöthigen Vereinigung beider Wissenschaften können wir den Namen ,**Entwickelungsmechanik**' des Embryo beilegen. Es liegt in der Natur der Verhältnisse, dass von den beiden Theilen, welche dieser Terminus danach umfasst, die Kinematik, die bloß deskriptive Bewegungslehre, von der Kinetik, der ,ursächlichen' Bewegungslehre [oder der Lehre von den ,Wirkungen der Theile auf einander'] mehr und mehr in die Rolle einer bloßen Hilfswissenschaft gedrängt werden muss.

»Es bedarf wohl keiner besonderen Begründung, dass trotz des Lichtes, welches durch die Descendenzlehre auf die jeweiligen geformten **Resultate** der Entwickelungsvorgänge in jeder Phase derselben gefallen ist, diese **Vorgänge** selber einer **speciellen** causalen Untersuchung bedürfen. Niemand wird den Nutzen der eventuellen Früchte darauf gerichteter Untersuchungen in Zweifel ziehen. (Eine leider zu optimistische Auffassung!) Gehen diese doch darauf aus, uns diejenigen Kräfte und **Wirkungsweisen** kennen zu lehren, denen wir die Entstehung und Erhaltung unserer eigenen Existenz verdanken, und mit deren Erkenntnis auch unser ärztliches Handeln ein in viel höherem Maße wissenschaftliches und daher ersprießliches werden wird.« (1, Bd. II. pag. 12.)

Der an die Einleitung angeschlossene erste Beitrag zur Entwickelungsmechanik des Embryo enthält nun Versuche und Erörterungen zur ersten Orientirung sowohl über die Natur der in der Ontogenese vorliegenden Probleme wie über die Art und Weise, wie diese der Untersuchung zugänglich zu machen sind.

Da die bisherige deskriptive Forschung sich mit der Ableitung der Formen aus Biegungen, Faltungen etc. der Keimblätter

begnügt hatte, so wurde in einem besonderen Abschnitte dieses Beitrages (pag. 235—240) im Speciellen dargethan, dass ein und dieselbe Formänderung, z. B. eine bestimmte Biegung einer Platte, durch überaus verschiedene Umlagerungen ihrer Theile und durch entsprechend verschiedene ursächliche Wirkungsweisen hervorgebracht werden kann. Diese Sachlage ist der Grund der Unmöglichkeit, die ursächlichen Vorgänge einer organischen Formänderung aus der bloßen, wenn auch überaus genauen Beobachtung dieser »Formänderung« zu erschließen, da das gestaltende Wirken im Organischen nicht wie bei Biegungen, die wir vornehmen, ein äußeres, sondern ein inneres und in Folge dessen unsichtbares ist.

Da diese Sachlage zugleich bedingt, dass die descriptive Forschung überhaupt keine »sicheren« Urtheile über die Ursachen der von ihr ermittelten Formänderungen gewähren kann, so wurde dies an dem Beispiele der Biegung einer möglichst einfach gestalteten Platte detaillirt dargethan. Aus dem gleichen Grunde wollen wir diese Darlegung hier im Wesentlichen wiederholen; hierdurch wird das Besondere der entwickelungsmechanischen Bestrebungen vielleicht am schärfsten erläutert.

Biegung z. B. einer möglichst einfach gestalteten, also allenthalben parallel begrenzten Platte kann erstens rein passiv, somit allein durch Wirkung äußerer Kräfte, geschehen; und zwar können durch verschiedenartige Einwirkungen auch sehr verschiedene Biegungen hervorgebracht werden. Doch können andererseits auch durch an sich verschiedene Kombinationen von Druck- und Zugkräften oder sogar durch Kombinationen bloß von Druckkräften oder bloß von Zugkräften für die äußere Besichtigung die gleichen Biegungen erzeugt werden. So kann eine Platte durch Einspannen des einen Endes in einen Schraubstock und Abbiegen des anderen Endes, — oder durch Einspannen beider Enden in den Schraubstock und Zuschrauben des Schraubstockes, also allein durch Druckeinwirkung, — oder, wie ein Bogen zum Schießen durch seine angespannte Sehne allein durch ausgeübten Zug, — ferner unter querem Auflegen auf den offenen Schraubstock durch Aufschlagen mit dem Hammer gegen den nicht gestützten mittleren Theil, — oder umgekehrt unter Auflegen auf den Amboß und Schlagen auf den gestützten Theil in annähernd gleicher Weise gebogen werden. An einer Platte aus ziemlich hartem Materiale werden wir an den feinen Form- und Oberflächenverhältnissen, an den Merkmalen zweiter Ordnung, leicht erkennen können, auf welche

der genannten Weisen, also durch welche »speciellen Wirkungsweisen« der Druck- und Zugkräfte oder (wie in den beiden letzteren Fällen) bloß der Druckkräfte diese Biegung vorgenommen worden ist, natürlich vorausgesetzt, dass keine nachträgliche Abfeilung stattgefunden hat. Dagegen würden bei dem uns angebenden weichem Materiale die feinen Formverschiedenheiten, welche jeder umgestaltend wirkenden biegenden Kombination von Druck- und Zugkräften oder bloß von Druckkräften eigen sind, für uns nicht genügend wahrnehmbar sein. Wir könnten also aus der Form der Biegung nichts Sicheres über die Angriffspunkte und die Richtung und die Beschaffenheit der biegenden Kräfte, also auch nichts über die biegende Wirkungsweise folgern.

Diese Biegung rein durch äußere Kräfte ist also passive Veränderung der Platte, somit passive Differenzirung der Platte, um einen entwickelungsmechanischen Ausdruck dafür zu gebrauchen; die passive Differenzirung stellt den höchsten Grad der »abhängigen Differenzirung« eines Gebildes dar.

Wird der Hammer mit der Hand bewegt, so stammen seine deformirenden Kräfte, die erst durch die Verhältnisse, unter denen sie zur Anwendung gelangen, zu Druckkräften oder Zugkräften werden (sie könnten, wenn man auf einen nicht direkt unterstützten Theil schlägt, auch zu direkten Biegungskräften werden), von den Muskeln her, also aus chemischen Atomkräften; wird der Hammer (z. B. ein Dampfhammer) bloß auf den bearbeiteten Theil fallen gelassen, dann liefert die Schwerkraft die Druckkraft etc., während die als jedesmalige Vorbedingung ihrer Wirkung nöthige Energie der Lage (Hebung des Hammers) durch die Dampfkraft, zunächst also durch Wärmeenergie, hervorgebracht wird.

Sollten wir uns nun begnügen, bloß festzustellen, unter welchen »Formwandlungen« des anfänglichen Eisenstückes und unter welchen Umlagerungen seiner Theile ein Kessel hervorgebracht wird, nicht auch durch welche dieser genannten möglichen »Wirkungsweisen« und unter Anwendung welcher Arten von Energie und woher diese stammen? Ist dies nicht die bei Weitem interessantere, und, wenn es sich, wie stets in unseren Fällen, wesentlich um Selbstgestaltung des gebildeten Theiles handelt, auch die wichtigere Anfgabe[1])?

[1] Anm.: Wir verwenden natürlich bei unseren Ableitungen die zur Zeit verbreitetsten, ausgebildetsten Auffassungen der Physik und Chemie und operiren daher hier mit Atomen und Molekülen und den ihnen zugeschriebenen Kräften. Wenn die sog. »Energetik« mehr ausgebildet sein wird, kann das Gesagte leicht in die Ausdrucksweise dieser Auffassung übersetzt werden.

Der Physiker, der etwa in diese Schrift oder in eine meiner früheren Abhandlungen blickt, findet den physikalischen Theil derselben einfach selbstverständlich; er wundert sich, dass Jemand solche Sachen heut zu Tage erst noch aus einander zu setzen für nöthig hält; er findet wohl auch, dass die Darstellung an sich nicht auf der Höhe seiner Auffassung und Ausdrucksweisen, sondern zu parterre steht, zu sehr mit populären, also älteren Anschauungen und Ausdrücken arbeitet. — Manche, vielleicht viele biologische Leser dagegen finden, wie mir durch persönliche Mittheilungen bekannt ist, und wie ich aus dem unvollkommenen Verständnis derselben erschließe, dass dieselben Darstellungen schwer verständlich, zu allgemein gehalten sind, dass sie zu viel mit den Lesern nicht geläufigen physikalisch-technischen Ausdrücken arbeiten und zu viel Konkretes als bekannt voraussetzen.

Ich habe es mir daher in den neuen Theilen dieser Schrift angelegen sein lassen, mich allen biologischen Lesern möglichst verständlich zu machen.

Bei einer Platte aus lebendem Material kann außer durch äußere Einwirkung die Biegung zweitens auch durch Kräfte bewirkt werden, welche, von einem auslösenden Momente abgesehen, durchaus in der Platte selber gelegen sind; dann nennen wir die Biegung der Platte: »Selbstbiegung«, die Veränderung »Selbstdifferenzirung der Platte«, weil die Ursachen der specifischen Art der Formenänderung in der Platte selber gelegen sind.

Auch diese Art der Biegung kann wieder unter überaus verschiedenen Umlagerungen der Theilchen und durch entsprechend verschiedene Wirkungsweisen, also durch verschiedene Ursachen stattfinden. Halten wir uns hier nur an unser aus Zellen gebildetes Material, so kann die Biegung stattfinden durch aktive Vergrößerung der Platte bloß auf einer Flächenseite; diese Vergrößerung kann durch bloßes Wachsthum der Zellen, oder durch Vermehrung der Zellen verbunden mit Wachsthum, oder durch Hinwanderung von Zellen gegen und zwischen die anderen Zellen, ferner durch bloße aktive Ausbreitung der Zellen in den Richtungen der Fläche erfolgen. Jeder dieser formalen Vorgänge beruht auf qualitativ resp. quantitativ anderen Wirkungen, also auf anderen »Wirkungsweisen«, resp. anderen Größen dieser Wirkungsweisen: also auch auf anderen, diesen Wirkungsweisen zu supponirenden Kräften resp. Kraftgrößen. Die Zellwanderung kann selber wieder auf verschiedenen Wirkungsweisen beruhen, z. B. nach His auf einfachem

Chemotropismus durch Wanderung gegen die Oberfläche, von welcher der Sauerstoff eindringt (dann ist diese Biegung also keine »reine Selbstdifferenzirung« der Platte, da eine wesentliche, die Art der Gestaltung bedingende Ursache von außen her kommt), oder auf Anlockung von Zellen durch andere Zellen (Cytotropismus, 4) sowie auf anders vermittelten Arten von Cytotaxis (5). Es können ferner alle die genannten formalen Vorgänge, also auch deren ursächliche Wirkungsweisen sich in verschiedenster Art kombiniren.

Aus der Gestaltänderung, aus der Biegung der lebenden Platte können wir also gar nichts Bestimmtes über die ursächlichen Wirkungsweisen und die ihnen zu supponirenden Kräfte schließen, welche diese Biegung hervorbringen.

Die Reihe der Möglichkeiten ist aber von uns noch gar nicht erschöpft. Diese Biegung kann auch statt durch aktive Vergrößerung einer Plattenseite, wobei passive Umformung der anderen (der konkaven) Seite stattfindet, durch aktive Verkleinerung der anderen Fläche unter passiver Deformirung der ersten Seite sich vollziehen; und diese Verkleinerung kann wieder durch sehr verschiedene Wirkungsweisen hervorgebracht werden, z. B. durch Streckung der Zellen der konkav werdenden Fläche rechtwinkelig zur Fläche, also unter Verkleinerung der anderen Zelldimensionen, ferner durch Schwund sei es ganzer Zellen oder bloß von Theilen vieler Zellen, durch Ausscheidung von Zellsubstanzen, durch Zellenwegwanderung: alles formale Vorgänge, von denen jeder wieder seine besonderen ursächlichen Wirkungsweisen haben muss.

Es können aber auch sowohl auf der konvex- wie auf der konkavwerdenden Seite gleichzeitig aktive Veränderungen stattfinden, — sowohl solche, welche sich bei der Biegung unterstützen, als auch solche, die sich theilweise in ihren biegenden Wirkungen aufheben, so dass im letzteren Falle trotz starker innerer Umordnungen eine nur geringe äußere Formwandlung resultirt.

Ferner kann die Biegung der Platte durch Kombination innerer und äußerer Wirkungen verschiedener Art sich vollziehen, z. B. indem die Platte der Fläche nach sich auf eine der genannten Weisen vergrößert, aber durch umgebende Theile an der Ausdehnung in Richtung der Fläche gehindert wird. Das war die von His vielfach zur Ableitung embryonaler Formenbildung verwendete Annahme, die aber, wie wir sahen, bloß einen Specialfall unter sehr vielen möglichen Kombinationen von biegenden Wirkungsweisen darstellt. Es konnte durch das Experiment gezeigt werden, dass nach

Ausschneiden der Medullarplatte des Hühnerkeims eine raschere Zusammenbiegung derselben eintritt als normal; so dass also die Biegung der Platte nicht passiv durch Verhinderung ihrer Ausdehnung (somit nicht durch Stauung) gebogen wird, sondern dass sie im Gegentheil aktiv durch in ihr selber liegende Ursachen sich biegt (s. 1, Bd. II. pag. 246).

Die Entwickelungsmechanik kann sich daher nicht mit der Feststellung zufrieden geben, dass eine neue Form unter einer beschriebenen »Biegung« einer Platte stattfindet; sondern sie möchte genau ermitteln, auf welche Weise im Einzelfalle diese Biegung hervorgebracht wird. Das heißt hier einmal: auf welche genauere formale Weise, also durch welche formalen Änderungen, wie Umlagerung, Vermehrung oder Schwund ihrer Theile dies geschieht; außerdem aber besonders: welche von den vielen vorstehend genannten oder sonst »möglichen« »Wirkungsweisen« im Einzelfalle resp. bei den meisten Gestaltungen die thatsächlich wirkenden sind etc. Die stattfindenden Wirkungsweisen sind die Ursachen der beobachteten Biegung; somit sind sie im Unterschied von den für uns denkmöglichen Wirkungsweisen die wirklichen, also die »ursächlichen« Wirkungsweisen der einzelnen Biegung; diese sollen ermittelt werden.

Die Biegung kann sich also vollziehen durch Zellvergrößerung, Zellvermehrung, aktive Zellstreckung, Zellwanderung etc. Das wären die noch »an sich sichtbaren«, wenn auch oft im konkreten Falle nicht zu sehenden formalen Vorgänge, welche die Biegung hervorbringen. Diese selber sind indess nur die Resultate an sich unsichtbarer Wirkungen, Wirkungsweisen; wir möchten aber auch diese kennen lernen nach ihrer Art, ihrem Sitz, ihrer Richtung, Größe und Zeit. Also: auf welchen Wirkungen beruht dies Wachsthum, von woher wird es angeregt, wie seine Größe und Richtung bestimmt? Auf welchen Wirkungen beruht die Zellvermehrung, die Zellenwanderung? Ist letztere einfacher Chemotropismus oder Cytotropismus oder eine andere der von mir unterschiedenen Arten der Cytotaxis? Und worauf beruhen diese wieder, wodurch werden sie bewirkt? etc.

Wenn solche gestaltenden Wirkungsweisen als beständige erkannt sind, und wir sie für einfache Wirkungsweisen halten oder wenn wir sie wenigstens trotz unserer Einsicht, dass sie sehr komplicirt zusammengesetzt sind, doch, weil wir sie vorläufig nicht zerlegen können, als Einheiten des Geschehens verwenden müssen, so

wird ihnen der Bequemlichkeit der Vorstellung und des Ausdrucks halber wohl auch je eine besondere Kraft supponirt; das sind dann also »gestaltende Kräfte«, resp. im vorliegenden Falle meist gestaltend wirkende »Kombinationen von Kräften«, z. B. von Druck- und Zugkräften, von Wachsthumskräften: Ausdrücke, die ähnlich verwendet werden, wie der Physiker von Centripetalkraft, Centrifugalkraft, Normalkraft, Tangentialkraft redet.

Man spricht so von Biegungskräften, Torsionskräften; das sind Zug- oder Druckkräfte, welche derartig z. B. an einen Balken angreifen, dass sie Biegung oder Torsion bewirken. Niemand denkt sich dabei, dass dies »besondere Arten von Kräften« wären; denn ein Pfundgewicht kann je nach der Art seiner Anbringung an einem Balken als reine Zug- oder Druckkraft resp. als Biegungs- oder Torsionskraft wirken.

Der direkten Wahrnehmung sind somit bei den organischen Gestaltungen immer nur die groben gestaltenden Folgen der Wirkungsweisen zugänglich.

Es wurde an der erwähnten Stelle (1, Bd. II. pag. 240) zugleich ausgeführt, dass uns etwas weiter als bloß die genaue Verfolgung der äußeren Formänderung die genaue Verfolgung der mit ihr verbundenen Strukturänderung führt, wie das schon aus der vorstehenden Darstellung von selber hervorgeht, so z. B. durch die genaue Verfolgung der eventuell bei der Formänderung stattfindenden Umänderung der Gestalt der Zellen an der Konvexität und Konkavität.

Doch nur in wenigen Fällen ist die mit einer äußeren Formänderung eines Theiles gleichzeitig stattfindende Änderung der Gestalt vieler Zellen eine derartig gleichmäßige, dass man die äußere Formänderung des Theils aus der gemeinsamen Gestaltänderung der ihn zusammensetzenden Zellen ableiten kann. Wenn dies möglich ist, so ist dann die Frage: Ist diese Gestaltänderung der Zellen eine aktive oder passive etc.?

Da aber auch viele »Selbstbiegungen« möglich sind, die nicht durch »einheitliche Gestaltänderungen« der den Theil zusammensetzenden Zellen bedingt sind, vielmehr durch Wanderung und Vermehrung von Zellen, welche sich wieder mit Gestaltänderungen von Zellen kombiniren können und häufig kombiniren, so ist auch mit diesem letzten Glied der direkten Beobachtung: der Ermittelung einzelner Stufen von Strukturänderungen — auch selbst bei gleichzeitiger genauer Berücksichtigung der Stellen stärkster Kernvermehrung und der daraus

erschlossenen Zellenvermehrung — eine sichere Einsicht in das wirkliche gestaltende Geschehen allein durch die Hilfsmittel der direkten Beobachtung des normalen Geschehens selber nicht zu gewinnen.

Was nun von dem hier erörterten Beispiel einer Biegung gilt, das gilt auch von jeder anderen sichtbaren Formänderung eines aus Zellen zusammengesetzten Theils: immer kann diese Formänderung durch sehr verschiedene Umlagerungen und Umgestaltungen und sonstige Änderungen, z. B. durch Vermehrung, Wachsthum, Gestaltänderung der Zellen bedingt sein, was aber die Beobachtung des normalen Geschehens meist nicht einmal zu ermitteln gestattet.

Wenn aber auch das an den Zellen stattfindende Geschehen in einzelnen Fällen direkt sichtbar zu machen ist, so gilt dies doch nicht für die Wirkungsweisen, welche dies sichtbare normale Geschehen bewirken. Da wir aber auch diese kennen lernen wollen, so bedürfen wir dazu anderer Methoden als derjenigen der direkten Beobachtung des normalen Geschehens oder der Integration desselben aus Schnittserien unmittelbar auf einander folgender Entwickelungsstadien; dazu bedürfen wir des Experimentes am lebenden Organismus, worüber im zweiten Abschnitt ausführlich gehandelt wird.

Wie weit wir damit kommen, ob wir Alles erreichen können, was wir wünschen, ist eine andere Frage. Bei der Aufstellung des Programms aber müssen wir dies Ziel als erstrebenswerth, ja als erstrebensnöthig bezeichnen. Auf alle Fälle aber ist das Experiment das Mittel, welches uns noch eine gute Strecke weiter führt als die bloße, wenn auch aufs äußerste verschärfte und verfeinerte Beobachtung des normalen Geschehens.

Diese grundlegenden Vorstellungen der entwickelungsmechanischen Forschung sind dann später wiederholt aber in kürzerer Form von mir reproducirt worden. (Auf unseren Opponenten haben sie aber offenbar keinen Eindruck gemacht; denn er ist der Meinung, dass mit der vollständigen Ermittelung und Beschreibung des wenigen wirklich Sichtbaren oder sichtbar zu Machenden vom normalen Gestaltungsgeschehen und mit den daraus ableitbaren, im Speciellen durchaus unbestimmten ursächlichen Folgerungen die Aufgabe der Wissenschaft vom organischen Gestalten voll gelöst wäre, s. u.)

In der Festrede zur Einweihung des neuen k. k. anatomischen Institutes zu Innsbruck im Jahre 1889 über: »Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft«, wird zunächst die Entwickelungsmechanik mit einem

Gebäude verglichen und von ihm gesagt (1, Bd. II. pag. 25): »*Es fehlt zu ihm noch der Bauplan, und was wir von ihr zur Zeit haben, ist nicht viel mehr als eine Anzahl regellos gelagerter, zum Theil behauener, zum Theil unbehauener Steine.*«

»Aber der Größte unter uns in Vergangenheit, Gegenwart und weiter Zukunft, Carl Ernst von Baer, hat ihr bereits das Ziel vorbestimmt, und dadurch zugleich Direktiven über die Fundirung und Anlage des Baues gegeben.« Dieses von v. Baer formulirte Ziel ist: »Die bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen« (6). Es wurde von mir zugleich als fraglich bezeichnet, ob die dieser Formulirung zu Grunde liegende Auffassung überhaupt vollkommen richtig sei (1, Bd. II. pag. 29).

Nach einer Besprechung der vier bisher gepflegten Richtungen der Anatomie: der das Fertige »beschreibenden«, der dasselbe auf seine Funktion deutenden, der beschreibend entwickelungsgeschichtlichen und der vergleichenden folgen (pag. 27) die Worte:

»Wenn wir uns nun in Gedanken in eine zukünftige Zeit versetzen, in der diese vier zur Zeit zünftigen Richtungen der Anatomie am Ziele der Vollendung angelangt sein werden, also in eine Zeit, in der alle typischen Theile und Strukturverhältnisse des Menschen bis zum kleinsten, mit den vervollkommnetsten optischen Hilfsmitteln wahrnehmbaren Gebilde und ihre normalen Variationen fehlerlos beschrieben wären, in der wir z. B. alle typisch gelagerten Ganglienzellen und Nervenbahnen des Gehirns und Rückenmarks genau kennten, in der wir ferner den speciellen Nutzen jedes dieser zahllosen Formgebilde erkannt und auch die Entstehungsweise dieser fast unendlichen Mannigfaltigkeit von Einzelbildungen erforscht hätten, und in der auch die vergleichende Methode ihr Material vollkommen erschöpft hat: würde sich dann unser Wissenstrieb bezüglich der organischen Formenbildungen befriedigt fühlen? Wäre die aus diesen vier Richtungen gebildete Morphologie der Organismen dann etwas Vollendetes?

»Es könnte so scheinen! Und wohl werden viele gegenwärtige Forscher diese Ansicht vertreten.

»Doch ich muss sagen: ‚Nein'. Denn noch fehlt uns ein großer Theil, um nicht zu sagen der beste Theil des zur vollen Erkenntnis nöthigen Wissens, es fehlt die Kenntnis der ‚direkten' Ursachen des Entstehens dieser Gebilde.

»Das jedem Menschen, wenn schon dem Einzelnen in sehr verschiedenem Maße angeborene *Causalitätsbedürfnis* wird auch durch die vergleichende Anatomie nur zum Theil befriedigt.

»So weit auch die theoretischen Grundlagen dieser Wissenschaft richtig sind, so werden wir durch sie besten Falles doch bloß erfahren, welcher Vorgeschichte das Ei und der Samenkörper ihre gestaltenden Eigenschaften verdanken; aber diese selbst bleiben uns in ihrer Beschaffenheit und in ihren ,Wirkungsweisen' vollkommen unbekannt.

»Wir wissen sodann noch nicht, *welche Kräfte* im befruchteten Ei vorhanden sind, und in welcher Anordnung sie sich befinden, dass sie es vermögen, die Entwickelung des Individuums einzuleiten; wir wissen nicht, welche ,*Kraftkombinationen*' im weiteren Verlaufe die Entwickelung bewirken; kurz, wir wissen nicht, warum aus dem einfach geformten Ei ein hoch komplicirter, typisch gebauter Organismus hervorgeht, und warum der auf diese Weise ausgebildete Organismus trotz stetigen Wechsels des Stoffes lange Zeit sich relativ unverändert zu erhalten vermag.

»Erst wenn wir auch diese Fragen richtig beantwortet hätten, wenn wir zu den Thatsachen der vier erstgenannten Richtungen also noch die Kenntnis hinzugefügt hätten, welchen *Kräften* und welchen ,Wirkungsweisen' dieser Kräfte jedes Stadium der Entwickelung des Individuums und schließlich jedes einzelne Organ in Gestalt, Struktur, Qualität, Lage und Verbindung seine Entstehung und weiterhin seine Erhaltung verdankt, dann würden wir am Ziele unserer bezüglichen Erkenntnis sein und sagen können: Die ,Morphologie' in unserem Sinne ist fertig, die vollkommene Kenntnis und Erkenntnis der normalen Formenbildung der Organismen ist erreicht.

»*Aber Jeder, der die causalen Wissenschaften kennt, weiß, dass sie nie das Stadium der Vollendung erreichen, da jede neue Kenntnis von Ursachen neue Fragen nach den Ursachen dieser Ursachen gebiert.* Und auch wenn wir von den letzten Ursachen ganz absehen, so ist es doch fraglich, ob wir das von Carl Ernst von Baer gesteckte Ziel: ,Die bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen' (6), je erreichen werden, vorausgesetzt, dass die zu Grunde liegende Auffassung überhaupt vollkommen richtig ist.

»Doch nicht der Besitz der vollen Erkenntnis, sondern das erfolgreiche stetige Streben nach Erkenntnis ist es, was uns Befriedigung gewährt.«

An späterer Stelle (1, Bd. II. pag. 36) folgt dann:

»Wir Mediciner, die wir den höchsten Organismus am genauesten kennen, werden in der Erforschung der Ursachen des Aufbaues desselben und ähnlich gebauter Organismen aus vielen Zellen und der Erhaltungsursachen dieses Aufbaues ein Feld reicher und lohnender Forschung finden; und es wird auch bei dieser Thätigkeit dem denkenden Beobachter Manches von den wesentlichen allgemeinen Eigenschaften der Zellen sich erschließen, und wahrscheinlich gerade solches, welches dem Protistenforscher weniger nahe liegt oder für ihn weniger leicht festzustellen ist.

»Vielleicht ist die von C. E. v. Baer stammende Analyse der organischen Gestaltungsvorgänge in gestaltliche und qualitative (gewebliche) Differenzirung zugleich eine causale.

»*Sicher aber ist dies nicht der Fall bezüglich der gegenwärtigen Ableitung der Formenbildungen von Faltungs-, Ausstülpungs-, Verschmelzungs-, Abschnürungsvorgängen* u. dgl.; sowie mit der Zurückführung dieser Vorgänge auf Vergrößerung, Verkleinerung, Umgestaltung, Theilung und Umordnung der Zellen.

»*Diese Unterscheidungen sind bloß ‚gestaltliche‘*; wir wissen, dass ‚jeder‘ dieser Vorgänge durch zum Theil ‚verschiedene‘ Ursachen und ‚verschiedene‘ derselben durch ‚zum Theil gleiche‘ Ursachen bedingt sein können.

»*Eine Analyse der organischen Gestaltungsvorgänge nach den ‚Ursachen‘* und deren ‚specifischen Kombinationen‘ *steht noch aus.* Wenn diese auch ein Ziel unseres Strebens sein muss, so wird es trotzdem vorläufig auch für die Entwickelungsmechanik sehr nützlich sein, weiterhin die Entwickelungsvorgänge auf Grund des eben erwähnten formal-analytischen Schemas zu zerlegen, weil bei diesem Bestreben die formalen Vorgänge des Genaueren erforscht werden, und weil diese Zerlegung immerhin die Zurückführung einer Vielheit auf eine Minderheit darstellt.«

Weiterhin auf pag. 38 u. f.:

»Wenn wir nun auch gegenwärtig zumeist die ‚specifischen Beschaffenheiten‘ der Ursachen selbst nicht werden ermitteln können, so werden wir auf Grund unserer Fragestellung durch die Bekanntschaft mit der ‚Örtlichkeit‘ der Ursachen vielfach

gestaltende Einwirkungen, zum Theil weit entfernter Theile auf einander erkennen.

»Wir werden damit Faktoren ermitteln, welche normaler Weise die gestaltende Thätigkeit der Zellen und Gewebe ‚auslösen‘ oder nach Quantität, Richtung und Qualität alteriren. Und auch so weit die Veränderungen rein aus in den veränderten Theilen selber gelegenen Kräften sich vollziehen, also ‚Selbstdifferenzirungen‘ darstellen, werden wir die ‚auslösenden‘ inneren Momente für jede weitere Veränderung zu ermitteln uns bestreben müssen.

»Wir müssen mit der Zeit auf Grund analytischer Betrachtung der ermittelten gestaltenden Reaktionen und Wechselwirkungen möglichst allgemein zur Wirkung gelangende, gestaltende Wirkungsgesetze (nicht bloß Thatsachen- und Formengesetze) ableiten oder, besser gesagt, die zahlreichen Einzelgestaltungen auf eine mit der Zeit immer kleinere Minderheit gestaltender, ‚konstanter Wirkungsweisen‘ zurückführen.

»Danach wird es des Weiteren versucht werden können, die aufgefundenen beständigen gestaltenden Wirkungsweisen des lebenden Substrates selbst wieder von noch allgemeineren Wirkungsweisen abzuleiten, und diese selber schließlich gleich den mechanischen Massenwirkungen auf im Bereiche des Anorganischen erkannte Wirkungsarten, resp. auf die ihnen supponirten Kraftformen zurückzuführen.

»Ich bin der Meinung (pag. 43), diese Thatsachen (scil. der Regeneration, Postgeneration und anderer gestaltlicher Selbstregulationen) weisen uns auf eine größere Einheitlichkeit unter den Theilen des Organismus hin, als wir trotz der Annahme, dass jede bezügliche Zelle noch einen Theil des »Keimplasma« enthalte, gegenwärtig zu verstehen im Stande sind.

»Die Entwickelungsmechanik erhält daher in dem Suchen nach der ursächlichen Vermittelung der die typische Einheit des Ganzen trotz mannigfachen Wechsels der Verhältnisse herstellenden, erhaltenden und wiederherstellenden Vorgänge eine weitere, große Aufgabe.

»Je weiter wir nun gegenwärtig von diesem Ziele entfernt sind (pag. 50), um so dringlicher müssen wir sagen: Es ist an der Zeit, dass die Entwickelungsmechanik nicht mehr auf die gelegentliche Pflege auf anderen (besonders pathologischen) Gebieten thätiger Forscher angewiesen sei; sie bedarf zur

Lösung ihrer großen fundamentalen Aufgaben berufsmäßiger Pfleger, und diese werden die Anatomen sowie die entsprechend thätigen Zoologen sein, als diejenigen, welchen auch bisher schon die Aufgabe der Erforschung der organischen Gestaltungen oblag.

»Wohl wird es der Entwickelungsmechanik von größtem Nutzen sein, wenn Männer von der exakten, mathematisch-physikalischen Schulung der Physiologen ihr ihre Thätigkeit zuwenden. Dies wird jedoch leider voraussichtlich nur vereinzelt geschehen; denn das Hauptgebiet der physiologischen Forschung stellen die funktionellen Leistungen des bereits Gebildeten dar, wogegen das Interesse für die Funktion des Gestaltens, des Bildens zurücksteht.

»Doch dem Anatomen, dem ‚Morphologen', wie er sich heut zu Tage so stolz nennt, kommt es zu, nach voller Kenntnis und Erkenntnis der organischen Formenbildung zu streben und nicht willkürlich den Begriff des λόγος auf diesem Gebiete mit der Erörterung der Beziehungen zwischen individueller und phylogenetischer Entwickelung für erschöpft zu halten.

»*Der Anatom besitzt in den vier bisherigen Richtungen seiner Wissenschaft zugleich die hauptsächlichen Vorkenntnisse für die erfolgreiche Bethätigung des Strebens nach der fünften Richtung hin*; und wohl nur dem Nebenumstande der von den Untersuchungsweisen der deskriptiven Forschung abweichenden, für die Entwickelungsmechanik nothwendigen experimentellen Forschungsmethode und des Erfordernisses noch mannigfacher, andersartiger Vorkenntnisse ist es zuzuschreiben, dass diese Disciplin bisher seitens der Anatomen relativ wenig, fast nur beiläufig gepflegt worden ist. Und sie erscheint selbst manchem ihrer Mitarbeiter noch so neu, dass er selbständig ohne gebührende Beachtung der Leistungen seiner Vorgänger vorgehen und ohne Erwähnung derselben seine Ergebnisse publiciren zu dürfen glaubt; ein Verhalten, das seltsam absticht gegen die Gewissenhaftigkeit, mit der unsere Zeit z. B. durchweg jeden Urheber der geringsten technischen Abänderung einer der beschreibenden Forschung dienenden Untersuchungsmethode citirt.

»Die Entwickelungsmechanik wird den vier bisherigen Richtungen das, was sie jetzt und in Zukunft von ihnen als Vorbedingung ihrer eigenen Leistungen empfängt, reichlich vergelten: der beschreibenden Richtung, indem sie die Aufmerksamkeit auf bisher übersehene formale Eigenschaften lenkt, wie es

z. B. schon mit der von den Corrosions-Anatomen übersehenen hydrodynamischen Gestaltung des Lumens der Blutgefäßverzweigungen der Fall war (s. 7); der physiologischen Richtung durch die Ermittelung sowohl des Wirkungsumfanges der ‚funktionellen Anpassung', wie der ursächlichen Grundlage dieses Principes der ‚Selbstgestaltung des Zweckmäßigen'.

»Auch die (scil. beschreibende) Entwickelungsgeschichte wird wesentliche Förderung von der Entwickelungsmechanik zu gewärtigen haben, und zwar einmal, indem gleichfalls mit der ursächlichen Fragestellung die Beobachtung nach manchen Richtungen hin verschärft wird, und andererseits, indem durch die Ermittelung des Wesens der einzelnen Bildungsvorgänge richtigere Werthurtheile gewonnen werden, wonach z. B. Manches, was der rein formalen Betrachtung als sehr erheblich erscheint, wie etwa, ob die Chorda dorsalis zur Zeit ihrer Anlage mit dem äußeren, inneren oder mittleren Keimblatt im Zusammenhange steht, bloß als eine geringe, vorliegenden Falles beim Frosche sogar bloß zeitliche Variation ursächlicher Verhältnisse erkannt wird (s. 1, Bd. II. pag. 458).

»Und selbst die vergleichende Anatomie wird in die Lage kommen, es willkommen zu heißen, wenn ihr in der phylogenetischen Deutung ontogenetischer Bildungen an manchen Punkten nicht vollkommen sicheres Fundament durch neue causale Stützen gefestigt oder durch Übernahme der Last auf andere Grundlagen entlastet wird. Es ist bewunderungswürdig, welch hohes Maß von Einsicht selbst bis in die scheinbar speciellsten Organisationsverhältnisse uns die vergleichende Anatomie rein auf Grundlage der einfachen Formvergleichung gewährt hat. Und dass dies möglich war, ja dass sogar die geformten ‚Endprodukte' im Thierreiche konstanter zu sein scheinen, als die speciellen Arten ihrer Herstellung, ist für die Entwickelungsmechanik von großer Bedeutung (1, Bd. II. pag. 93). Doch haben auch diese Leistungen der vergleichenden Anatomie ihre Grenzen; und ich erinnere nur an die Unsicherheit in der Deutung der Variationen der individuellen Entwickelung, z. B. bezüglich der Hyperdaktylie, Oligodaktylie, abnorm gelagerter Muskeln, Nerven, Knochenkerne etc. Diejenigen dieser Bildungen, welche in ähnlicher Weise bei Thieren, besonders bei den vermutheten Ascendenten, vorkommen, werden von Manchen ohne Weiteres als Rückschläge gedeutet. Von Anderen wird dem zwar widersprochen;

doch leiden manchmal beide Auffassungen an einer gewissen Willkür. Vor vielen derartigen Entscheidungen sollte meiner Meinung nach erst noch die Entwickelungsmechanik eingehends zu Rathe gezogen werden. Sie hat uns auf Grund bezüglicher Untersuchungen zu belehren, ob durch eine kleine, so zu sagen zufällige Variation gleich ein ganzer Finger mehr entstehen oder fehlen kann, ob beim Fehlen des fünften Fingers der damit zum Randfinger gewordene vierte Finger zufolge der Entwickelungsmechanismen gleich die Beschaffenheit eines solchen, also des fehlenden fünften Fingers erlangt, ähnlich wie bei Extrauterinschwangerschaft an dazu nicht bestimmter Stelle gleich eine wohlgebaute Placenta materna und Decidua entsteht; oder ob im Gegentheil derartige Änderungen, nach der Beschaffenheit des normalen Bildungsmechanismus zu urtheilen, so vielseitig und typisch begründet sein müssen, dass sie voraussichtlich bloß entstehen können, wenn schon von den Vorfahren her das Keimplasma eine besondere Disposition dazu mitbringt.

»Wenn z. B. die ältere Angabe, dass man künstlich die Bildung einer vermehrten Fingerzahl gelegentlich der Regeneration der abgeschnittenen Hand bei Tritonen veranlassen kann, sich bestätigte[1], so erhielten wir dadurch einen Hinweis nicht bloß auf die Natur der bezüglichen Entwickelungsmechanismen, sondern auch für die Deutung der Hyperdaktylie; ebenso wie durch die Beobachtung, dass die Knochen auch in neuen Verhältnissen eine ‚funktionelle Gestalt' und ‚Struktur' erlangen, dass die Sehnen in Abhängigkeit von den Muskeln entstehen, die Deutung mancher Variationen dieser Organe bestimmt wird.

»Drei von den bisherigen Richtungen der Anatomie bedienen sich der beschreibenden Methode; sie werden daher mit der Zeit ihr Material erschöpfen und ein Stadium der Vollendung erreichen oder ihm unter asymptotischer Näherung sehr nahe kommen; auch die physiologische Richtung kann die gleiche Stufe erlangen.

»Nur die ‚*ursächliche*' *Richtung kann nie ihr Material erschöpfen, und nie wird ihr die Vollendung vergönnt sein*; aber eben darum wird sie auch die ewig frische und ewig produktive bleiben. Es ist der normale Gang der Wissenschaften, dass auf die Erforschung der ‚Thatsachen' die Erforschung der ‚Ursachen' folge. *Es wird daher eine Zeit kommen, von der an*

[1] Dies ist D. Barfurth inzwischen in vorzüglicher Weise gelungen. Auch Tornier gelang neuerdings dasselbe. Siehe Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. I und III.

*dieser jetzt von Vielen gering geachtete, scheinbare Nebentrieb am Baume der anatomischen Wissenschaften zum Haupttrieb, zur Fortsetzung des Stammes werden wird. Die Entwickelungsmechanik wird alsdann einen Stamm darstellen, welcher rasch in die Höhe strebt und gegenwärtig noch nicht geahnte neue Seitenzweige treibt, deren Blätter die vier ersten Äste in ihren Schatten nehmen und Nahrungsstoff zur Entfaltung neuer Knospen für sie bilden werden.«* (1, Bd. II. pag. 53.)

Aus einem Artikel: Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik (des Jahres 1892) mögen noch einige Stellen hier Platz finden: »Das Ziel der Entwickelungsmechanik ist eine bestimmte Art der ‚Erklärung' der Organismen« (1, Bd. II. pag. 58).

Nach Aufführung und Charakterisirung der bisherigen drei »Erklärungsarten« der Organismen, nämlich: dem Nachweise der Zweckmäßigkeit (besser der »Selbstnützlichkeit«) der Organismen, ferner der »formalen« entwickelungsgeschichtlichen Ableitung des Komplicirten aus dem Einfacheren, und schließlich der »allgemeinen« causalen Ableitung der höheren Organismen von den niederen auf Grund der Descendenz wird auf eine neue Erklärungsart hingewiesen (1, Bd. II. pag. 59).

»An diese drei Arten von Erklärung der Organismen hat sich nun eine vierte anzuschließen; *die Wissenschaft von den ‚wirklichen' Bildungsursachen, von den verae causae, den gestaltenden Kräften und deren Kombinationen, denen das Organismenreich im Ganzen und in jedem Individuum seine Entstehung verdankt: die Entwickelungsmechanik der Organismen.*

»Das Ziel dieser Wissenschaft ist die Ermittelung der ganzen Reihe nächster, naher und entfernter, resp. specieller und allgemeiner Ursachen jedes organischen Bildungs- und Erhaltungsvorganges, einerlei, ob es sich um progressive oder regressive Bildungen oder sogenannte bloße Umbildungen handelt. Je nach der Definition von ‚Ursache' oder ‚Kraft' erhält die specielle Definition dieses Zieles eine andere ‚Fassung', womit aber praktisch nichts gefördert wird; es sei daher an dieser Stelle davon abgesehen, solche anderweit bereits angedeuteten Fassungen zu reproduciren.«

»Andererseits aber wird die Entwickelungsmechanik sich kein Hilfsmittel entgehen lassen dürfen und daher auch aus den bereits ermittelten Thatsachen der vergleichenden Anatomie, z. B. aus den wirklich sehr häufig bloß allmählichen Formwandlungen der entwickelten Theile während der Phylogenese, sowie aus

den Thatsachen des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes Rückschlüsse auf die Natur der Entwickelungsmechanismen zu ziehen sich bestreben (s. auch 1, Bd. I. pag. 443—447).

»Die ablehnende Haltung der Descendenztheoretiker und vergleichenden Anatomen gegen die Entwickelungsmechanik beruht auf der Annahme, dass das sogenannte biogenetische Grundgesetz allein schon eine genügende Erklärung der embryonalen Bildung darstelle, und dass in Folge dessen jede weitere ‚direkte' Ableitung dieser Formen überflüssig sei (pag. 71).

»Diese besonders von Haeckel (8) und manchem seiner Schüler vertretene Auffassung beruht meiner Meinung nach auf einer Verwechselung der Leistungen zweier ganz verschiedener Erklärungsprincipien.

»Das biogenetische Grundgesetz ist bloß der Ausdruck der Wiederholung von typischen Bildungen; es sagt jedoch nichts aus über die ‚Kräfte', welche diese Wiederholung ‚vollziehen'. Ohne diese Kräfte kann aber überhaupt nichts geschehen. Es ist nicht recht verständlich, dass es nicht ein erstrebenswerthes Ziel sein soll, diese Kräfte und ihre **speciellen Wirkungsweisen** zu erforschen.

»Die größte Befriedigung wird aber unser Erkenntnistrieb an sich ohne Rücksicht auf einen ‚Nutzen' nach anderer Seite hin durch die fortschreitende Einsicht in die Ursachen der organischen Entwickelung gewinnen.

»Der **phylogenetischen Entwickelungsmechanik** hat, wie wir oben sahen, eine sehr lange Periode der Pflege der **ontogenetischen Entwickelungsmechanik** vorauszugehen.

»Unser gegenwärtiges Bestreben richtet sich daher nur auf die Ermittelung der Mechanismen der ‚individuellen' Entwickelung (s. pag. 73).

»Dabei werden die Keimplasmata, Ei und Spermatosoma mit allen ihren im Laufe der Phylogenese entstandenen Eigenschaften als gegeben angenommen. Wenn wir dem Gange des ontogenetischen Geschehens folgen müssten, so wäre es nächste Aufgabe der Entwickelungsmechanik, die Eigenschaften dieser Keimstoffe vollkommen zu erforschen und aus ihnen unter Berücksichtigung der hinzukommenden äußeren Momente alle Entwickelungsvorgänge der Ontogenesis abzuleiten. Doch würden wir auf diesem Wege nicht vorwärts kommen.

»Andererseits kann aber noch mehr gefordert werden, wenn wir

die individuelle Entwickelung **vollkommen** ermitteln wollen; denn dazu ist es nöthig, dass wir nicht erst mit dem **fertig gebildeten** Ei und Samenkörper unsere Forschung beginnen, sondern auch die **Entstehung dieser beiden** aus dem noch **indifferenten Keimstoff** verfolgen.«

Nach Aufstellung und Erläuterung des Begriffes einer **Vorentwickelung** des Individuums: einer Periode, welche die Überführung des ursprünglich, z. B. im Stadium der Blastula, vermuthlich noch nicht auf **einzelne** Wesen angelegten, also noch »**unpersönlichen**« **Keimstoffes** (Keimplasson) zu dem die Anlage von **Einzelwesen** darstellenden Ei und Spermatosoma (Keimplasma) bezeichnet, sagen wir:

»Es ist Aufgabe der **ontogenetischen Entwickelungsmechanik**, auch alle **diese Vorgänge der individuellen Vorentwickelung zu erforschen**; ebenso wie es Aufgabe der **phylogenetischen Entwickelungsmechanik** wäre, die Vorgänge der **phylogenetischen Vorentwickelung**: der Bildung des Keimplasson resp. Keimplasma auf dem Wege der Entwickelung des ganzen Organismenreiches vom Anfang des Organischen an bis zur Herstellung des Keimplasson der jetzt lebenden Organismen zu ermitteln, wenn dies möglich wäre.

»*Nach der Anzahl der bereits über ursächliche Verhältnisse der individuellen Entwickelung vorliegenden Angaben wäre die Entwickelungsmechanik eine der am meisten gepflegten Wissenschaften und selber bereits auf einer hohen Stufe der Entwickelung; denn die Forscher auf dem Gebiete der ‚beschreibenden' Entwickelungsgeschichte haben über die Entstehung vieler formaler Bildungen schon recht bestimmte Urtheile ausgesprochen. Doch diesen Urtheilen fehlt fast ausnahmslos eine genügende sachliche Begründung; es fehlen die ‚Beweise' für die Richtigkeit gerade dieser speciellen Auffassung; wie denn mit den deskriptiven Forschungsmethoden an ‚normalen' Objekten ‚sichere' Beweise für ursächliche Zusammenhänge überhaupt ‚nicht' erbracht werden können.*

»*Es wird übersehen, dass aus konstanten Beziehungen zwischen normalen Erscheinungen oder Vorgängen über die vermittelnde Ursache dieser Konstanz desshalb keine sicheren Schlüsse gezogen werden können, weil wir die Komplicirtheit der normalen Wechselwirkungen noch nicht annähernd übersehen können.*«

»*Obgleich diese so wichtige, für die Methode der causalen biologischen Forschung bestimmende Sachlage wiederholt hervorgehoben worden ist* (1, Bd. II. pag. 30 und 928), *so scheint sie doch bei manchen*

*deskriptiven Forschern nur sehr langsam Verständnis zu finden, denn sie fahren fort, ihre bloß deskriptiven Beobachtungen causal zu verwerthen und die experimentell gewonnenen Ergebnisse unbeachtet zu lassen*, so z. B. O. Hertwig, J. Kollmann u. A.

»Wenn wir (s. pag. 75) zur Zeit unser Augenmerk auf einen konstanten Begleiter eines Vorganges richten und in ihm die Ursache des letzteren erblicken, können wir fast sicher sein, dass außer ihm noch mehrere Faktoren da sind, die wir nur nicht wahrgenommen haben. Es verräth wenig Einsicht in die Vorgänge der Natur, den augenfälligsten, zuerst bemerkten Begleitungsumstand auch für den wesentlichen, für den ursächlichen zu halten.

»*Die causalen Forscher würden einen Umweg einschlagen und sich selber ein Armuthszeugnis ausstellen, wenn sie ihr Werk damit anfangen wollten, diese mannigfachen nicht bewiesenen Aussprüche deskriptiver Forscher auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Von diesen ganzen Urtheilen ist kaum mehr zu verwerthen als die Einsicht, dass ungleiches Wachsthum eine der nächsten Ursachen der Gestaltbildung ist;* aber schon über den ‚Sitz' solchen formbestimmenden Wachsthums bei den ‚einzelnen' Gestaltungen sind die bisherigen Angaben vollkommen unzuverlässig; geschweige denn, dass sie über die ‚Ursache' des Wachsthums selber Aufklärung gäben.

»Wir haben uns das normale Entwickelungsgeschehen der Organismen als durch so überaus komplicirte, und in Folge dessen von den anorganischen Vorgängen so abweichende Wirkungen bedingt vorzustellen, dass wir *jetzt, beim Beginne exakter causaler Forschungen*, in keinem Falle sagen können, was für die Natur der einfachere Weg wäre, da wir die vorhandenen, ursächlichen Momente noch nicht ahnen, geschweige denn kennen; und doch beruhen die causalen Ableitungen deskriptiver Forscher wesentlich darauf, dass sie glauben, ihre Ableitung stelle den einfachsten Herstellungsmodus der betrachteten Bildung aus der vorhergehenden dar. Schon die Thatsachen, auf denen das biogenetische Grundgesetz beruht, widersprechen vielfach direkt der Erzeugung der Individuen auf dem formal einfachsten Wege.

»*Die einzige ‚sichere' causale Forschungsmethode auf organischem Gebiete ist die des Experimentes, und zwar des ‚analytischen' Experimentes.* Diese Thatsache ist bisher nicht genügend gewürdigt worden.«

Zuletzt wurde in der Einleitung zum Archiv für Entwickelungsmechanik das Programm nochmals dargelegt, aus welcher Ausführung hier noch einige wichtige Punkte nachgetragen werden müssen.

Die Entwickelungsmechanik wurde zunächst kurz als »die Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen« bezeichnet, somit als »die Lehre von den Ursachen der Entstehung, Erhaltung und Rückbildung dieser Gestaltungen«.

Weiterhin wurde gesagt (2, pag. 2):

»*Da man die Ursachen jedes Geschehens Kräfte resp. Energien nennt, so kann man als das allgemeine Ziel der Entwickelungsmechanik die ‚Ermittelung der gestaltenden Kräfte oder Energien' bezeichnen.* In so fern uns jedoch die Kräfte s. Energien nur durch ihre ‚Wirkungen', d. h. jede Art derselben durch ihre besondere Wirkungsweise bekannt werden, so lässt sich diese **Aufgabe** auch als die **‚Ermittelung der gestaltenden Wirkungsweisen'** definiren.

»Eine ‚allgemeine', nicht quantitative, sondern (zunächst nur) ‚qualitative' ursächliche Erklärung besteht dem entsprechend stets in der Zurückführung des betreffenden Geschehens auf **allgemeiner gültige**, d. h. auch bei vielen anderen Vorgängen vorkommende, **beständige**, also unter gleichen Umständen an jedem Orte und zu jeder Zeit in gleicher Weise stattfindende **Wirkungsweisen**.

»Diese aus den Eigenschaften der Komponenten folgenden, also mit Nothwendigkeit sich ergebenden **‚beständigen Wirkungsweisen'** werden gewöhnlich mit dem Namen ‚Naturgesetze' bezeichnet; bei Annahme dieser letzteren Bezeichnungsweise wäre es die Aufgabe der Entwickelungsmechanik, die Gestaltungsvorgänge der organischen Entwickelung auf die ihnen zu Grunde liegenden **‚Naturgesetze'** zurückzuführen.

»Es ist aber wohl zu empfehlen, wenigstens in den Fällen, in welchen der Ausdruck ‚beständige Wirkungsweise' bezeichnender wirkt, ihn statt des auf anthropomorphen Vorstellungen von der Natur beruhenden Ausdruckes ‚Naturgesetz' zu verwenden. Zumal bei dem Betreten eines neuen großen, ganz besondere Schwierigkeiten einschließenden Forschungsgebietes scheint es angemessen, das, was ermittelt werden soll, direkt selber zu nennen, statt einen dem Wesen der Sache fremden Ausdruck dafür zu gebrauchen.

»Da ferner alle der Causalität unterliegenden Wirkungsweisen,

also alle Wirkungsweisen, welche Gegenstand unserer Erforschung sein können, ‚beständige s. gleichförmige' sind, so kann dieses Beiwort für gewöhnlich weggelassen werden, und es genügt, statt ‚Naturgesetz' einfach ‚Wirkungsweisen' zu sagen. Statt von dem Brechungsgesetz des Lichtes können wir von der ‚Wirkungsweise' bei der Lichtbrechung reden; statt der ‚Gesetze' der funktionellen Anpassung sagen wir die ‚Wirkungsweisen' der funktionellen Anpassung z. B. der Muskeln. Diese Bezeichnungsweise macht zugleich eine in der Biologie sehr verbreitete, unrichtige Anwendung des Wortes ‚Gesetz' unmöglich, nämlich die Anwendung des Wortes Gesetz zur Bezeichnung von Thatsachen, von Resultaten, statt von Wirkungen, wie es z. B. in der üblichen Bezeichnung ‚BELL'sches Gesetz' geschieht. Versucht man dafür ‚BELL-sche Wirkungsweise' zu sagen, so tritt sogleich hervor, dass diese Bezeichnung auf die ‚Thatsache' der motorischen Natur der vorderen und der (angeblich) rein sensiblen Natur der hinteren Nervenwurzeln nicht anwendbar ist.

»Definiren wir nunmehr die **allgemeine Aufgabe der Entwickelungsmechanik** auf die am wenigsten geheimnisvolle Begriffe einschließende, also einfachste, und zugleich dem unmittelbaren Vorgehen am meisten sich anschließende Weise, so haben wir **die organischen Gestaltungsvorgänge auf die wenigsten und einfachsten ‚Wirkungsweisen' zurückzuführen.** Letzteres schließt schon ein, dass für jede dieser Wirkungsweisen der einfachste (also der das Wesen bezeichnende) Ausdruck gesucht werde.

»Die organische Entwickelung (s. 2, pag. 4) besteht in der Produktion wahrnehmbarer, ‚typisch gestalteter' Mannigfaltigkeit. Sehen wir an dieser Stelle von den Bedingungen der Wahrnehmbarkeit ab, so sind **zur Entstehung ‚typischer' Mannigfaltigkeit** selbstverständlich besondere ‚**typische' Kombinationen von Ursachen s. Energien nöthig.** Für die ‚**gestaltete**' Natur dieser Mannigfaltigkeit sind besondere, ‚**gestaltend wirkende' Kombinationen** von Ursachen erforderlich, welche die eben erwähnten ‚gestaltenden Komponenten oder Faktoren' darstellen. Wenn nun diese gestaltenden Komponenten nach ihrer Art, Größe und Anordnung in vollkommen typischer Weise producirt werden, so ist selbstverständlich, dass beim Fernbleiben äußerer Störung auch die von ihnen hervorgebrachte gestaltliche Mannigfaltigkeit eine vollkommen typische werden muss.

»Im ‚**Speciellen**' haben wir demnach jeden einzelnen

Gestaltungsvorgang auf die ihn bedingenden besonderen Kombinationen von Energien resp. auf die Wirkungsweisen derselben zurückzuführen, und zwar ist **jede dieser Wirkungsweisen nach ihrer Örtlichkeit, Zeit, Richtung, Gröfse und Qualität** zu ermitteln. Oder umgekehrt können wir streben, von jeder an der Entwickelung eines Organismus als betheiligt erkannten Wirkungsweise ihren speciellen Wirkungsantheil an den einzelnen Gestaltungen festzustellen.

»Diese Wirkungsweisen, in die wir die organischen Gestaltungsvorgänge zerlegen, und daher auch die sie bedingenden Energien können einmal dieselben sein wie die des anorganischen s. physikalisch-chemischen Geschehens.

»Da es nicht Aufgabe des Biologen ,als solchen' ist, die Wirkungsweisen des ,anorganischen' Geschehens weiter zu erforschen und zu zerlegen, als die Physiker und Chemiker, so nehmen wir diese Wirkungsweisen als gegeben hin und können sie, so weit wir sie bei dem organischen Geschehen betheiligt finden, als **,einfache Komponenten'** oder einfache Wirkungsweisen dieses Geschehens bezeichnen, so räthselhaft auch ihr ,Wesen' an sich sein mag, und wenn sie auch früher oder später von den Physikern und Chemikern weiterhin zerlegt werden; sobald Letzteres geschehen ist, werden wir uns dieser weiteren, noch einfacheren Komponenten bedienen.

»Neben dem Bestreben der Ermittelung solcher ,einfacher Wirkungsweisen' muss der entwickelungsmechanische Forschungsweg von Anfang an durch die Einsicht bestimmt werden, dass die organische Gestaltung sich zumeist durch Vorgänge von vorläufig unübersehbarer Komplicirtheit vollzicht, für welche ich den Namen **,komplexe Komponenten'** oder **komplexe Vorgänge** vorgeschlagen habe.« (S. 1, Bd. II. pag. 82. Ich habe in den folgenden Citaten das Wort »komplexe Komponenten« der leichteren Vorstellbarkeit halber mehrfach mit den Bezeichnungen komplexe Vorgänge oder komplexe Wirkungsweisen vertauscht und statt Komponenten auch das identische Wort Faktoren abwechselungshalber gebraucht.)

»*Obschon es unserer unmittelbaren Auffassung entspricht, dass auch diese Wirkungsweisen in letzter Instanz auf anorganischen, also ,einfachen' Wirkungsweisen beruhen, so verleiht doch die Komplicirtheit ihrer Zusammensetzung diesen Komponenten Eigenschaften, welche von denen der anorganischen Wirkungsweisen oft so erheblich verschieden sind, dass sie den Leistungen dieser nicht nur sehr unähnlich sind,*

*sondern ihnen zum Theil geradezu zu widersprechen scheinen;* solches bekundet z. B. die Nichtexosmose der Salze der lebenden, im Wasser liegenden Fischeier, die Nichteintrocknung lebender kleiner Insekten im Sonnenlichte; während nach dem Tode dieser Gebilde sofort im ersteren Falle Diosmose, im zweiten Eintrocknung stattfindet; ferner die Absonderung des Drüsensekretes in einem Raum mit höherem Druck, als er in den Blutkapillaren der Drüse sich findet. Diese Vorgänge bekunden, dass in den ersteren Fällen die Salze resp. das Wasser nicht frei, sondern gebunden, beschäftigt vorhanden sind; während letzteren Falles besondere aktive Leistungen unter entsprechendem Aufwand von Energie seitens der Epithelzellen vorliegen.

»Es muss daher unsere zweite Hauptaufgabe sein, diese wenn auch **komplexen**, so doch **beständigen**, d. h. unter gleichen Verhältnissen stets gleich wirkenden **Komponenten zu ermitteln**, das heißt, die organische Gestaltung ist auf solche an sich unverständliche, aber **konstante Wirkungsweisen** zurückzuführen.

»Jede ‚komplexe Wirkungsweise' stellt also bloß die Resultante unübersehbarer Einzelwirkungen dar. Aus ersteren aber resultiren die meisten der von uns wahrgenommenen Gestaltungsvorgänge; es ist daher unsere Aufgabe, das Chaos innerer Wirkungen in eine möglichst geringe Zahl solcher Wirkungsweisen zu zerlegen.

»Solche ‚komplexen Wirkungsweisen' sind zunächst die elementaren Zellfunktionen: die Assimilation, die Dissimilation, die Selbstbewegung der Zelle im Allgemeinen, die Selbsttheilung der Zelle als eine bestimmte Koordination von Selbstbewegungen; dazu kommen die typische formale Selbstgestaltung und die qualitative Selbstdifferenzirung der Zelle, als noch höher zusammengesetzte Wirkungen.

»Dagegen stellt das Massenwachsthum der Zellen vielleicht bloß die Resultanten gleichzeitig verlaufender Assimilations- und Dissimilationsvorgänge dar; und dasselbe kann unter Berücksichtigung äußerer Druckwirkung auch vom Massenschwund der Zelle gelten. Lokales Wachsthum dagegen kann außer auf Massenwachsthum am bezüglichen Orte bereits vorhandener Zellen auch auf Hinwanderung von Zellen, also auf anderen komplexen Komponenten wie Chemotropismus und Cytotropismus beruhen. ‚Ausschließlich dimensionales Wachsthum (d. h. Vergrößerung ohne Vermehrung der lebenden Masse, s. 1, Bd. II. pag. 81) kann dagegen auf aktiver Umformung von Zellen beruhen. Andere, gleichfalls die Bewegungs-

richtung einzelner Zellen oder mehrzelliger Lebewesen bestimmende komplexe Wirkungsweisen sind der Galvano-, Helio-, Hydro-, Thigmotropismus.

»Die einstellende Wirkung der ,Gestalt' der, noch nicht geweblich differenzirten, Furchungszelle auf die Richtung der Kernspindel, so die Einstellung der Kernspindel in die größte durch den Massenmittelpunkt des Protoplasmas der Zelle legbare Dimension der Zelle; die trophische Wirkung der funktionellen Reize (auf welche alle die außerordentlich mannigfaltigen Erscheinungen der funktionellen Anpassung zurückzuführen sind); die trophische Wirkung der Ganglienzellen auf ihre Nervenfasern und bezüglichen Endorgane sind weitere bereits festgestellte komplexe Wirkungsweisen, durch welche viele Gestaltungen vermittelt werden; ebenso die Wirkung verstärkter Blutzufuhr auf die Vermehrung des Bindegewebes der betreffenden Theile etc.

»Diese komplexen Wirkungsweisen erscheinen noch relativ einfach im Verhältnis zu anderen, mit deren Aufstellung wir die Analyse mancher Formbildungen zu beginnen genöthigt sind. (Hier folgt in größerer Ausführung als Beispiel eine Ableitung der Umwandlung des anfänglichen Schlauchdrüsentypus der Säugethierleber in den Fachwerktypus von nachträglicher multipolarer Differenzirung der anfänglich bipolaren Leberzellen.)

»Sehr viele solcher beständigen Wirkungsweisen werden zuerst noch zu ermitteln sein, und alle müssen weiterhin in einfachere und noch verbreiteter vorkommende komplexe Komponenten zerlegt werden. Bei diesem Bestreben wird es wohl manchmal gelingen, auch zugleich eine ,einfache Komponente' aus den komplexen Komponenten abzuspalten.

»Auf die Ermittelung einer oder mehrerer Wirkungsweisen kann dann die Ermittelung der **Wirkungsgrößen** folgen; auf die qualitative Sonderung der Wirkungen die mathematische Behandlung derselben; nicht umgekehrt, wie einer der jüngeren Autoren, H. Driesch, für richtig zu halten scheint (s. 1, Bd. II. pag. 83).

»Zunächst wird bei diesem Bestreben, wie bei jeder Analyse, statt einer Vereinfachung eine Komplikation gewonnen, indem ein scheinbar einfacher Vorgang in zwei oder mehr Komponenten zerlegt wird. Die vereinfachende Wirkung der Analyse tritt erst hervor, wenn die Zerlegung auf viele Vorgänge ausgedehnt wird und sich dabei oft dieselben Komponenten ergeben.

»Diese vereinfachende Wirkung zeigt sich schon jetzt: Alle die außerordentlich mannigfaltigen Formenbildungen der mehrzelligen Lebewesen können wir auf die wenigen komplexen Wirkungsweisen des Zellwachsthums resp. Zellschwundes, der Zelltheilung, der Zellwanderung, der aktiven Zellgestaltung, der Zellausscheidung und der qualitativen Zellveränderung zurückführen; gewiss eine anscheinend sehr einfache Ableitung. Es bleibt aber nun die unendlich schwierigere Aufgabe, nicht nur den speciellen Antheil jedes dieser Vorgänge an den einzelnen Gestaltungen zu ermitteln, sondern auch diese komplexen Wirkungen selber in ihre weiteren und immer weiteren Komponenten zu zerlegen.

»Außer den Wirkungsweisen resp. Energien der Entwickelung sind ebenso die Wirkungsweisen resp. Energien der Erhaltung und der Rückbildung der organischen Formen und ihrer Träger, der Elementartheile, besonders zu erforschen; wennschon es wahrscheinlich ist, dass die ‚Erhaltung‘ oft bloß den ‚Gleichgewichtsfall‘ verschiedenartiger, auch bei der ‚Entwickelung‘ thätiger gestaltender Wirkungsweisen darstellt, und dass bei der nachfolgenden ‚Rückbildung‘ dies Gleichgewicht zu Gunsten der alterirenden, vernichtenden Komponenten gestört ist. Neben der Aufsuchung solcher Verhältnisse ist aber andererseits noch zu prüfen, ob nicht doch jeder dieser Stufen noch besondere, ihr eigenthümliche gestaltende Wirkungsweisen zukommen.

»Entsprechend ferner der doppelläufigen, phyletischen und ontogenetischen Entwickelung muss die Entwickelungsmechanik die Ursachen resp. Wirkungsweisen jeder dieser beiden Entwickelungsarten zu erforschen suchen; und es ist danach eine ontogenetische und eine phylogenetische Entwickelungsmechanik auszubilden (siehe auch 1, Bd. II. pag. 60).

»Da die ontogenetische Entwickelungsmechanik rasch in unserer Gegenwart ablaufendes Geschehen zum Gegenstande ihrer Forschung hat, so wird sie naturgemäß weitaus ergiebiger werden als die phylogenetische, deren Geschehen größtentheils der Vergangenheit angehört und, so weit es jetzt noch stattfindet, zumeist nur äußerst langsam sich vollzieht. Doch werden, in Folge des innigen Causalnexus beider, viele Ergebnisse der ontogenetischen Forschung Folgerungen auch auf phylogenetische Vorgänge zu ziehen gestatten und daher Licht auch auf diese werfen; außerdem ist auch die Phylogenie innerhalb ihrer jetzt sich vollziehenden Vorgänge der

causalen Forschung nicht ganz unzugänglich; zumal kann auf experimentellem Wege mancher ursächliche Zusammenhang ermittelt werden, wie dies z. B. durch künstliche Zuchtwahl bereits geschehen ist.

»Die Komponenten s. Faktoren, mit denen die Phylogenie bis jetzt ausschließlich gearbeitet hat, die Variation (Anpassung HAECKEL's) und die Vererbung, sind noch komplicirter als die oben genannten komplexen Wirkungsweisen. Doch repräsentirt diese Unterscheidung gleichwohl die Analyse einer außerordentlich großen Mannigfaltigkeit auf zwei, allerdings im Speciellen ihrer Wirkungsweise selber außerordentlich mannigfache, also nicht ‚beständige' Komponenten. Das Wort ‚Variation' ist in noch viel höherem Maße als das Wort ‚Vererbung' ein Sammelname für in gewisser Hinsicht gleichartige Resultate, welche aber auf sehr verschiedenen Wirkungsweisen beruhen können. Es wird daher eine weitere Aufgabe der Entwickelungsmechanik sein, die mannigfachen beständigen Unterkomponenten der so bezeichneten Wirkungen und danach wiederum deren ursächliche Wirkungsweisen aufzusuchen.

»Auch damit ist schon ein erfreulicher Anfang gemacht. Stellte DARWIN's Zuchtwahllehre allein Aufspeicherungsursachen gegebener Eigenschaften auf Grund des Übrigbleibens, des Nichtzugrundegehens dar, so gewährt die neue Metamorphosenlehre JULIUS VON SACHS' bereits einen Einblick in wirklich thätige, also direkte Bildungsursachen, in gestaltende Wirkungsweisen der Vorgeschichte der Organismen.«

### Ib. O. HERTWIG's Kritik und eigene Auffassung.

HERTWIG kommt zu dem Ergebnis, dass das vorstehend geschilderte Programm nichts Neues enthält und enthalten kann, und dass daher auch kein Grund vorliegt, von einer neuen oder jungen causalen Forschungsrichtung in der Zoologie und menschlichen Anatomie zu reden.

Der Autor begründet seine Ansicht in folgender Weise:

Die oben auf pag. 4 zunächst formulirte Aufgabe, die Bewegungen, also die Bahnen, Drehungen und Geschwindigkeiten aller Theile des Eies und Embryos zu erforschen und genau zu beschreiben, ist unausführbar; denn wir können diese Theile nicht einzeln unter dem Mikroskop verfolgen, theils weil sie von der Oberfläche zeitweilig in die Tiefe gelangen, theils weil die kleinsten gesonderte Bahnen einschlagenden Theilchen überhaupt unsichtbar sind.

Außerdem würde nach O. Hertwig diese genaue Beschreibung und die mathematische Berechnung dieser Verhältnisse einen im Verhältnis zu der aufgewendeten Mühe nur sehr geringen Werth haben; wie man denn vielerlei mathematisch berechnen könne, ohne dass es den geringsten Werth habe, wie z. B. die Berechnung der Bahnen eines Mückenschwarms (pag. 38). Letzteres Beispiel ist wohl an dieser Stelle nicht gut am Platze, da es sich bei den Bewegungen der Theile des Eies resp. Embryos normaler Weise um typische, also bei allen Eiern derselben Art in gleicher Weise vorkommende, somit normirte Bewegungen handelt, deren mathematisch genaue Ermittelung einen unvergleichlich höheren Werth hat als die Berechnung der Bahnen eines Mückenschwarms.

Im Übrigen wissen die Leser des vorstehenden Programmes aus pag. 5, dass Hertwig in dieser angeblich gegen mich gerichteten und mit allerhand komischen Übertreibungen ausgestatteten Ausführung gleichwohl im Wesentlichen nur meine Ansichten vertritt. Ich selber habe diese Aufgabe nur als die Weiterführung der rein »deskriptiven« Forschung charakterisirt und dabei nicht von einer neuen Wissenschaft gesprochen; außerdem aber wurde sogleich beigefügt, dass wir allein auf dem Wege der direkten Beobachtung in dieser Beziehung nicht weit kommen werden. Immerhin müssen wir aber nach meiner Meinung streben, auch nach dieser Richtung hin unsere Kenntnisse möglichst zu vervollständigen.

Bezüglich der mathematischen Berechnung habe ich schon bei viel einfacheren biologischen Aufgaben ausgesprochen, dass diese über unsere Fähigkeiten hinausgehen (s. 1, Bd. I. pag. 672); und außerdem wurde von mir (siehe oben pag. 29) gegenüber H. Driesch, der in einer seiner ersten Schriften diese Aufgabe als nächste bezeichnet hatte, eingewandt, dass eine solche Aufgabe (abgesehen von eventueller bloß heuristischer Verwendung) überhaupt erst nach annähernder Durchführung der qualitativen causalen Analyse in Angriff zu nehmen sei. Hertwig richtet auch hier seine Reproduktion meiner Ansichten anscheinend berichtigend an meine Adresse.

Diese neue Kenntnis würde aber selbst bei ihrer Vollendung nach meiner Meinung aus den oben (s. pag. 6 und 10) dargelegten Gründen keine genügende causale Erkenntnis gewähren; wohl aber würde dies, wie wir sehen werden, für Hertwig der Fall sein. Sie fällt aber für ihn als nicht erwerbbar weg.

Dagegen wurde von mir (s. o. pag. 5) betont, dass, wenn wir auch die kleinen Theile nicht in ihren Bahnen direkt beobachten können,

wir darum doch noch nicht vollkommen auf die Ermittelung solcher Bahnen zu verzichten genöthigt sind, da uns noch ein zweiter Weg ihrer Erforschung offen steht, derjenige der Ermittelung durch Schließen auf Grund der Causalität.

Der Autor wendet sich nun, wie er meint, zu unserem eigentlichen Programm, also nach unserer Auffassung zur: »exakten« Erforschung der »direkten« Ursachen der organischen Gestaltungen, in welchem wir selber das Neue erblicken. HERTWIG kann jedoch darin nichts Neues finden, da er von diesem Programm das hier durch die Worte: exakte Erforschung der direkten Ursachen Bezeichnete nicht in sein Bewusstsein aufgenommen hat.

Das Ziel selber im Allgemeinen: die Erforschung ursächlicher Verhältnisse der organischen Gestaltungen ist natürlich nicht neu. Um dies auszudrücken, habe ich C. E. v. BAER als einen Autor citirt, der dasselbe sogar schon in ziemlich specieller Fassung aufgestellt hat (s. o. pag. 14 und 16). HERTWIG lässt dies aus und bringt dasselbe Citat später von seiner Seite als gegen mich gerichtet. Schon bei CASPAR FRIEDR. WOLFF finden wir diese Aufgabe ähnlich formulirt. Das Programm »rerum cognoscere causas« ist noch erheblich älter. Auch bei CARTESIUS und ARISTOTELES findet sich die Erforschung der Ursachen der Organismen als wünschenswerthes Ziel aufgestellt.

Das Ziel hat also schon sehr Vielen vorgeschwebt. Aber weniger darum handelt es sich, als um die anhaltende, von Erfolg begleitete Arbeit nach demselben.

HERTWIG sagt dem entsprechend (pag. 8): »Neu ist ein Ziel, wenn es wesentlich verschieden von den Zielen ist, welches die Forscher bisher verfolgt haben.« Unter »bisher« versteht er im vorliegenden Falle: bis zur Aufstellung meines Programmes.

Er weist nun seinerseits darauf hin, dass die bisherige beschreibende Erforschung der während der Entwickelung des Individuums aus dem Eie ablaufenden normalen Formänderungen bereits causale Erkenntnis darstellt, da jedes frühere Stadium die Ursache des folgenden ist. Das bestreitet wohl Niemand.

Da wir jetzt zu dem Kernpunkt unserer Differenz kommen, so seien HERTWIG's Ansichten hier unter Verwendung seiner eigenen Worte reproducirt.

(pag. 36) »Eine lebende Froschkeimblase ist der Grund, welcher mit unfehlbarer Nothwendigkeit zur Entstehung einer Froschgastrula als Folge führt, wenn sonst die äußeren Ursachen oder die Bedingungen zur weiteren Entwickelung erfüllt sind. Für die Worte Grund und

Folge kann man ebenso gut auch die Worte Ursache und Wirkung setzen. Daher stellt die entwickelungsgeschichtliche Forschung, welche die Umwandlung der Froschkeimblase in die Gastrula ‚beschreibt', ein ursächliches Verhältnis und, sofern sie das für alle Stadien der Entwickelung des Frosches aus dem Ei thut, das Entwickelungsgesetz des Frosches dar.

»In dieser Richtung hat die Forschung seit fünfzig Jahren die wichtigsten causalen Erkenntnisse zu Tage gefördert. Ist nicht causal die Erkenntnis, dass die Eier und Samenfäden einfache Elementarorganismen oder Zellen sind, und dass sie schon als solche, wenn die geeigneten Bedingungen erfüllt sind, alle Ursachen (von den causae externae abgesehen) in sich vereinigen, welche zur Entstehung des neuen Geschöpfes erforderlich sind und sie sofort auch in Wirksamkeit treten lassen? Ist nicht causal die Erkenntnis, welche uns zeigt, in welcher Weise Stufe für Stufe Ursachen und Wirkungen (Zellvermehrung, ungleiches Wachsthum, Einfaltung, Ausstülpung etc.) sich in gesetzmäßiger Weise abspielen und eine Entwickelungsform nach der anderen ins Dasein treten lassen; dass der Entwickelungsprocess in seinen ersten Gründen auf der fast ins Unendliche fortschreitenden Vermehrung der Eizelle auf dem Wege der Selbsttheilung beruht, dass die Zellen sich nach festen Gesetzen zu Keimblättern zusammenordnen, dass fast alle noch so komplicirt gebauten Organe des erwachsenen Thieres nach einigen wenigen, einfachen Wachsthumsprincipien durch Einfaltung und Ausstülpung der Keimblätter oder durch Auswanderung von Zellen aus dem epithelialen Verbande formal entstanden sind?«

Unsere Leser wissen, dass wir diese Kenntnis auch für nöthig halten und hochschätzen, dass sie uns aber noch nicht causal befriedigt.

(pag. 38) »Die hier vorgetragene Ansicht, welche in der Entwickelung eines Organismus ein System ursächlich verbundener Erscheinungen erblickt und daher nicht zögert, die über sie handelnde Wissenschaft auch eine causale zu nennen, weil sie Erscheinungen in ihrem nothwendigen Causalnexus darzustellen hat, will Roux nicht gelten lassen. Er will die gegenwärtige Ableitung der Formbildungen von Faltungen und Ausstülpungen einer Zellenmembran (soll wohl heißen: aus Zellen gebildeten Membran, Ref.) von Verschmelzungs- und Abschnürungsvorgängen u. dgl. nicht als eine causale Analyse anerkennen, ebenso wenig die Zurückführung der genannten Vorgänge ‚auf Ver-

größerung, Verkleinerung, Umgestaltung, Theilung und Umordnung der Zellen'. Roux nennt diese Unterscheidungen bloß gestaltliche; eine ‚Analyse aber der organischen Gestaltungsvorgänge nach den Ursachen und deren specifischen Kombinationen' lässt er noch ausstehen.«

Ich erinnere hierzu an unsere Ausführungen auf pag. 9, in denen gezeigt wurde, dass z. B. Zellwanderung durch sehr verschiedenartige Wirkungsweisen hervorgebracht werden kann, und in denen es als wünschenswerth bezeichnet wurde, die wirklichen ursächlichen Wirkungsweisen der Vorgänge, z. B. der Vergrößerung, Verkleinerung, Umgestaltung und Theilungen der Zellen zu ermitteln.

Hertwig fährt fort:

»Derartige und andere höchst unklare Urtheile von Roux finden ihre Erklärung hauptsächlich darin, dass er dem Begriff ‚Ursache' eine falsche Fassung gegeben hat. Für ihn ist Ursache gleich Kraft. ‚Da man die Ursachen jeden Geschehens Kräfte resp. Energien nennt', bemerkt er, ‚so kann man als das allgemeine Ziel der Entwickelungsmechanik die Ermittelung der gestaltenden Kräfte oder Energien' bezeichnen. In diesem einen Satze liegt wegen der aus ihm abgeleiteten Konsequenzen die Quelle vieler Irrthümer und Selbsttäuschungen, liegt die ganze Unklarheit und eitle Selbstüberhebung des Roux'schen Standpunktes. Daher hat hier unsere Kritik an erster Stelle einzusetzen!«

(pag. 43) »Mit Schopenhauer, Lotze u. A. nennen wir causal die Forschung und die Wissenschaft, welche uns die Erscheinungen dieser Welt in ihren ursächlichen Zusammenhängen darstellt, das heißt: uns nachweist, dass Erscheinungen in nothwendigem Verhältnis von Ursache und Wirkung zu einander stehen. Wir nennen es daher, wie schon früher erwähnt wurde, ein causales Verhältnis erforschen und erklären, wenn gezeigt wird, ‚wie' sich die Gastrula ‚durch Einfaltung' aus einer Keimblase, das Rückenmark ‚durch Zusammenfalten' einer Zellenplatte zum Rohr anlegt etc.«

Aus diesen Citaten ersehen wir, was O. Hertwig wirklich meint: Die formale Ableitung des späteren Stadiums aus dem früheren Stadium ist ihm nicht bloß ein und zwar ein nur sehr allgemeines, im Speciellen unbestimmtes causales Verhältnis, sondern sie ist ihm das causale Verhältnis κατ' ἐξοχήν, das genügende causale Verhältnis; die Ableitung der Organe aus einem Keimblatt durch

Biegung, Faltung, Abschnürung ist ihm die genügende causale Ableitung.

Doch gleich an das letzte Citat schließt er eine Äußerung an, die dieser Selbsteinschränkung zu widersprechen scheint, denn er sagt:

»So weit die Dinge, welche dem Causalitätsgesetz unterliegen, der ‚sinnlichen' Welt angehören, lassen sich ihre ursächlichen Zusammenhänge auch beschreibend darstellen. Wir denken daher von einer deskriptiven Wissenschaft, welche in ihrer Vollendung gedacht, den Causalnexus der Erscheinungen vollkommen beschreibt, sehr hoch und sind der Meinung von Schopenhauer: ‚Was wir aus seinen Ursachen verstehen, das verstehen wir, so weit es überhaupt für uns ein Verständnis der Dinge giebt.'«

Abgesehen von der anfänglichen, nicht richtigen Begründung stimmen wir dem zu. Auch wir würden von einer deskriptiven Wissenschaft, welche in ihrer Vollendung gedacht, den Causalnexus der Erscheinungen vollkommen beschreibt, sehr hoch denken!

Hertwig fährt fort (pag. 44):

»In diesem Sinne bezeichnet Kirchhoff die Mechanik selbst, welche doch allgemein als der am meisten vollendete Zweig der Naturwissenschaft und als das Vorbild aller übrigen Zweige gilt, ‚als eine beschreibende Wissenschaft'. Er stellt als die Aufgabe der Mechanik hin, die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen zu beschreiben, und zwar vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben[1]). Er will damit sagen, dass es sich nur darum handeln soll, anzugeben, welches[1]) die ‚Erscheinungen' sind, die stattfinden; dagegen will er den Begriff ‚Kraft', wegen der ihm anhaftenden Unklarheit, dabei ganz aus dem Spiel lassen.«

»Wie die Begriffe ‚Ursache und Wirkung' ist jetzt auch der Begriff ‚Kraft', welcher in der Definition der Entwickelungsmechanik eine so verhängnisvolle Rolle spielt, noch einer genaueren Analyse zu unterwerfen.«

Dass sich auch die Causalzusammenhänge der sinnlichen Welt beschreibend darstellen lassen, wird wohl gleichfalls Niemand bezweifeln; und Hertwig hätte erwähnen können, dass ich selber (1, Bd. II. pag. 3) auf diese Äußerung Kirchhoff's hingewiesen habe.

Aber Hertwig übersieht dabei das Wesentlichste der Sache: Ehe wir die Causalzusammenhänge »beschreiben« können, müssen wir sie selber erst ermittelt haben.

[1]) Diese Wörter sind vom Autor in dieser Weise hervorgehoben.

Hertwig sagt: »Er (Kirchhoff) will damit sagen, dass es sich nur darum handeln soll, anzugeben, welches die Erscheinungen sind, die stattfinden.«

Das Unangenehme bei unserer Aufgabe ist jedoch, dass die ontogenetischen Vorgänge selber uns eben größtentheils »nicht erscheinen«, dass wir, wie Eingangs dargestellt wurde, bloß die groben formalen Resultate derselben wahrnehmen können. An dieses Unvermögen knüpft aber Hertwig nicht an; er fragt nicht: Wie können wir diese für uns unsichtbaren Vorgänge ermitteln? Wenn er danach fragte, würde er auf unser Programm kommen.

Es giebt aber außer den Vorgängen, welche bloß zufolge ungünstiger Umstände für uns nicht sichtbar sind, auch noch solche, welche überhaupt nicht sichtbar sind. Auch diese möchten wir möglichst weit erforschen, können sie theilweise erforschen und dann beschreibend (!) darstellen; das sind die Wirkungsweisen, auf denen das formale Geschehen beruht, durch welche es hervorgebracht wird.

Nach diesen fragen die rein deskriptiven Forscher und mit ihnen Hertwig in ihrem Programm nicht; es wird im Gegentheil von vorn herein auf dieses Streben nach Vollständigkeit der causalen Erkenntnis verzichtet, und man begnügt sich mit der Erforschung des »Scheins«, der wirklichen »Erscheinung«, das heißt dessen, was wir sei es direkt als Vorgang oder an fixirten Stufenreihen sehen können: mit der Erforschung der Formwandlungen von Ei und Embryo, mit der Zurückführung dieser Formwandlungen auf Faltung, Biegung, Abschnürung, sichtbare Zellenwanderung u. dgl. Desshalb konnte Hertwig, da er sich mit dem direkt Wahrnehmbaren und den aus ihm ableitbaren unbestimmten Folgerungen vollkommen zufrieden und am Ende des für ihn zu Erstrebenden wie des zu Erkennenden fühlt, auch (pag. 67) sagen:

»In dem **Entwickelungsprocess eines Thieres legt die Natur dem Forscher ihre Geheimnisse offen vor**, bietet ihm die Quelle unermesslicher Erkenntnis, die nicht erst durch das Experiment erschlossen zu werden braucht.«

Das ist der Punkt unserer Differenz. Unser Ziel existirt gar nicht für ihn. Ich habe in meiner ersten Orientirungsarbeit (s. o. pag. 7) gezeigt, dass schon eine einfache Biegung einer Platte durch außerordentlich verschiedene innere Vorgänge und durch entsprechend verschiedene ursächliche Wirkungsweisen bewirkt werden kann, und dass es daher nöthig ist, im

Einzelfalle die wirklichen Vorgänge und deren ursächliche Wirkungsweise zu ermitteln. Ich bitte den Leser, diesen für das Verständnis alles Folgenden wichtigen Abschnitt auf pag. 7—12 jetzt noch einmal zu lesen.

Alle diese Kenntnis ist für Hertwig überflüssig; er begnügt sich mit dem formalen »Schein« und ahnt gar nicht, dass diese seine »Genügsamkeit« die Ursache unserer Differenz ist.

Wer solches causales Bedürfnis nicht empfindet, der kann auch leicht über »das in letzter Zeit ‚plötzlich' gesteigerte Causalitätsbedürfnis« witzeln.

Hertwig's Auffassung ist im Wesentlichen noch diejenige des uns Beiden gemeinsamen Lehrers Ernst Haeckel. Dieser erklärt (von der Caenogenesis abgesehen, deren Ursachen er als zu erforschen nöthig bezeichnet) das sogen. biogenetische Grundgesetz für die vollkommen zureichende »Erklärung« der Ontogenese; auch er ist mit der vollständigen Beschreibung der Formwandlungen vollkommen zufrieden und kann nicht zugestehen, dass es nöthig sei, ja dass es überhaupt einen Werth habe, genau zu ermitteln, durch welche Wirkungen resp. Kräfte diese sichtbaren Änderungen selber hervorgebracht werden: — eine Einschränkung der Aufgabe, die ich schon als sein Schüler nicht habe verstehen können.

Etwas mehr und schon etwas detaillirtere und zuverlässigere causale Erkenntnis als die bloße Beobachtung der normalen Entwickelung eines Einzelwesens gewährt die vergleichende Betrachtung des normalen gestaltenden Geschehens, sowohl die ontogenetische wie die phylogenetische. Auf der so gewonnenen causalen Erkenntnis ist die Descendenzlehre errichtet worden, die ja gleichfalls eine sehr wichtige, wenn auch wieder in Bezug auf das Einzelgeschehen unbestimmte Causalität bezeichnet.

Die causale Erkenntnis, welche die vergleichende Anatomie und die vergleichende Embryologie gewähren, steht etwa in der Mitte zwischen der nur ganz allgemeinen, das heißt in Bezug auf das Specielle der Lokalisation und der Wirkungsweisen ganz unbestimmten, causalen Erkenntnis, welche die nicht vergleichende Entwickelungslehre des Normalen bietet, und der von uns erstrebten, in jenen Beziehungen viel bestimmteren und in diesem Sinne »exakten« causalen Kenntnis. Es lässt sich aber zwischen der causalen vergleichenden Erforschung des normalen gestaltenden Geschehens der Organismen und der von uns erstrebten keine scharf zu bestimmende Grenze ziehen. Desshalb folgert Hertwig (pag. 22),

es bestehe überhaupt »*keine wesentliche Verschiedenheit*« zwischen den beiderlei causalen Bestrebungen. Das würde also bedeuten: weil man nicht weiß, auf welchem Stadium ein Kahlkopf beginnt, wo seine Grenze ist, so besteht auch *kein Unterschied zwischen einem Kahlkopf und einem Kopf mit dichtem* Haarschopf; oder weil man zwischen Roth und Gelb hundert gleichmäßig graduirte Zwischenfarben einschalten kann, existirt kein Unterschied zwischen Roth und Gelb.

Die vergleichenden Erforschungen des *normalen* Geschehens lehren uns, wenn sie auch schon manche wichtigen *gestaltenden Korrelationen* einander naher oder entfernter Theile des Organismus vermuthen lassen, doch überwiegend nur »*formale*« *Gestaltungsweisen*, das heißt, sie lehren die sichtbaren Gestaltänderungen kennen, aber nicht (oder doch nur *vermuthungsweise*) die *Vorgänge*, welche *diese Gestaltänderungen hervorrufen*. Dabei ist daran zu denken, dass *jede sichtbare Gestaltänderung* in Wirklichkeit *das Resultat sehr vieler, verschiedener*, zunächst unbekannter Vorgänge *sein kann*, dass daher eine solche Vermuthung wenig Aussicht hat, gleich das Richtige zu treffen. Wir dagegen wollen gerade *diese besonderen ursächlichen Vorgänge* ihrer Qualität und Lokalisation nach kennen lernen, was nur durch eine besondere Forschungsmethode möglich ist.

Hertwig begründet seine Auffassung, dass die Entwickelungsmechanik kein neues Programm habe, noch damit, dass sie und die bisherige Forschung beide das »*Wie*« der Bildung eines entwickelten Organismus kennen lernen wollen. Letzteres ist richtig.

Die Erforschung des »*Wie*«, also der Art und Weise des Bildungsgeschehens, ist eine gemeinsame Bezeichnung für unsere im Speciellen von einander sehr verschiedenen Bestrebungen. Das »*Wie*« ist aber ein überaus weiter und vielseitiger Begriff, den man daher auch sehr verschieden auffassen kann; wir aber möchten, dass es bei dem uns interessirenden Geschehen möglichst *vollständig* erfasst werde. Das »Wie« umfasst in unserem Sinne auch das *Warum*, denn erst wenn wir letzteres kennen, ist unsere Kenntnis des Ersteren vervollständigt.

Dem entsprechend ist die Frage nach dem »Wie« zu verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Autoren auch in sehr verschiedener Ausdehnung gefasst worden. Meinerseits wurde ihm Ausdruck verliehen, indem ich sagte: wir müssen die ursächlichen *Wirkungsweisen* jedes ontogenetischen Geschehens ermitteln, während

O. Hertwig schon zufrieden ist, wenn das für uns sichtbare Wie des Geschehens ermittelt ist, wenn die Bildung der Organe auf Faltung, Abschnürung von Keimblättern etc. zurückgeführt ist.

Das ist, um an ein früher gebrauchtes Gleichnis anzuknüpfen (1, Bd. II. pag. 142), ähnlich, als wenn Jemand von einem Luftballon aus 4000 m Höhe die Anlage und Ausbildung eines großen industriellen Etablissements, etwa einer Kanonenfabrik, beobachtet, Alles, was er von diesem entfernten Standpunkt aus sieht, vollständig beschreibt: die erste Anlageform und die erkennbare Struktur derselben, dann die weitere Ausdehnung dieser Anlage, ihre Verbreiterung, die Bildung von Strängen in der Anlage (Geleise), das gruppenweise Auftreten von viereckigen Gebilden (Arbeiterwohnungen) etc., und wenn dann auf Grund dieser Beobachtungen und Beschreibungen der Autor glaubt, das unten stattfindende Geschehen vollkommen erkannt zu haben.

Hertwig hat also, wie wir sahen, in Folge des ungelösten alten Problems vom »Kahlkopf« oder vom »Haufen« keinen Unterschied zwischen den bisherigen und unseren neuen Zielen auffinden können.

Dagegen ist es ihm, entsprechend dem von uns oben auf pag. 35 gegebenen Citat, seiner Meinung nach gelungen, die Ursache aufzufinden, warum wir irrthümlicher Weise glauben, ein solches Ziel zu haben. Sie besteht darin, dass wir zwar, wie er glaubt, gleich der bisherigen Forschung die Ursachen des organischen Bildungsgeschehens ermitteln wollen, aber eine falsche Vorstellung von »Ursache« haben; dazu kommt, dass wir auch von der Ermittelung von Kräften sprechen, obschon die Philosophen längst festgestellt haben, dass Kräfte nichts Besonderes für sich, sondern etwas Gedachtes, den Erscheinungen Untergelegtes sind.

Die freundlichen Leser der obigen, hauptsächlich zu diesem Zwecke vorgenommenen umfangreichen Reproduktionen meiner früheren Äußerungen wissen zwar, dass ich unter den verschiedenen Formulirungen unseres Forschungszieles besonders die Ermittelung der Wirkungsweisen in den Vordergrund gestellt und weiterhin gesagt habe (s. o. pag. 17):

»Es sind die aufgefundenen beständigen gestaltenden Wirkungsweisen des lebenden Substrates selbst wieder von noch allgemeineren Wirkungsweisen abzuleiten, und diese selber schließlich gleich den mechanischen Massenwirkungen auf im Bereiche des Anorganischen erkannte Wirkungsarten, resp. auf die ihnen supponirten Kraftformen zurückzuführen.«

»Je nach der Definition von Ursache und Kraft erhält die specielle Definition unseres Zieles eine andere Fassung, womit aber praktisch nichts gewonnen ist (s. o. pag. 21).

»In so fern uns jedoch die Kräfte resp. Energien nur durch ihre besonderen Wirkungen, d. h. jede Art derselben durch ihre besondere Wirkungsweise bekannt werden, so lässt sich unsere Aufgabe auch als die **Ermittelung der gestaltenden Wirkungsweisen** definiren.« Diese Stelle folgt, wie ein Blick oben auf die vorstehende pag. 25 zeigt, in unmittelbarem Anschluss auf diejenige Stelle von den Kräften, an welche HERTWIG seine ganze, irrthümliche Polemik knüpft; und im Anschluss daran wird dann im Original von mir auf sieben Seiten eingehend über diese »Wirkungsweisen« gesprochen.

Nach Empfehlung möglichster Einschränkung in der Anwendung des auf anthropomorpher Auffassung beruhenden Ausdruckes »Naturgesetz« und seiner Eliminirung aus der Definition unserer Aufgaben, heißt es dann in der Einleitung des Archivs für Entwickelungsmechanik weiter:

»Definiren wir nunmehr die **allgemeine Aufgabe der Entwickelungsmechanik** auf die am wenigsten geheimnisvolle Begriffe einschließende, also einfachste und zugleich dem unmittelbaren Vorgehen am meisten sich anschließende Weise, so haben wir die **organischen Gestaltungsvorgänge auf die wenigsten und einfachsten Wirkungsweisen zurückzuführen.** Letzteres schließt schon ein, dass für jede dieser Wirkungsweisen der einfachste Ausdruck gesucht werde.«

Hätte unser Kritiker sich an diese von mir als die beste bezeichnete und weiterhin allein verwendete Definition gehalten, so würde seine missverständliche Auffassung unmöglich gewesen sein; oder hätte er sie nur in seinen Citaten mit verwendet, so würden die Leser seiner Einwendungen das Unrichtige derselben sogleich erkannt haben. Letzterem hat HERTWIG dadurch vorgebeugt, dass er alle die zahlreichen Stellen, in welchen die Ermittelung der gestaltenden Wirkungsweisen als unsere Aufgabe bezeichnet wird, konsequent ausgelassen hat. Außerdem aber unterstellt er mir willkürlich falsche Begriffe von Ursache und Kraft.

Mit dem Hinweis auf diese Definitionen unserer Aufgabe wird dem ersten, 60 Druckseiten umfassenden und reich mit Citaten aus philosophischen Schriftstellern ausgestatteten Abschnitt von HERTWIG's Buch der Boden entzogen.

Aus meinen Darlegungen ergiebt sich wohl deutlich, dass gestrebt wurde, nicht nur den Ausdruck Naturgesetz, sondern auch den Begriff der Kraft aus den Definitionen unserer Aufgabe möglichst zu eliminiren und statt dessen dasjenige, was wir ermitteln können, also die beständigen Wirkungsweisen zu nennen. Immerhin habe ich, da diese Betonung der Wirkungsweisen neu, also den Lesern noch fremd ist, um an Bekanntes anzuknüpfen, immer noch dazwischen Formulirungen mit Verwendung des Kraftbegriffes und des Energiebegriffes angeführt. Ich eliminirte auch den Kraftbegriff nicht, weil er nicht brauchbar wäre, sondern weil er eine Komplikation der Vorstellung repräsentirt und nicht unbedingt nöthig ist. Desshalb habe ich auch meinen Lesern keine aus einem Philosophen entlehnte Definition desselben dargeboten.

Kräfte sind bequeme Hilfsbegriffe, die mit Vorliebe dann verwendet werden, wenn man sich die Ursache einer Erscheinung, also das der Erscheinung vorhergehende, sie hervorbringende Geschehen nicht deutlich vorstellen kann.

Auch den Energiebegriff habe ich in meinen Definitionen etwas zurückgedrängt oder, wie vielleicht Andere sagen werden, vernachlässigt. Dies geschah desshalb, weil ich das Aufsuchen des Specifischen des organischen Gestaltungsgeschehens, also der gestaltenden Wirkungsweisen als das Wesentlichste hinstellen wollte.

Für die Erledigung dieser allgemeinen Aufgabe: der Ermittelung der die specifischen organischen Gestaltungen hervorbringenden Wirkungsweisen, ist es nebensächlich, wo die Energievorräthe zu dem bezüglichen Geschehen lagern oder herkommen: ob sie als Nahrungsdotter schon zu einem großen Theil im Ei enthalten sind oder alle von außen her, sei es in Form von flüssiger, gasförmiger Nahrung, sei es als Wärme, Licht zugeführt werden. Diese Agentien sind ja für viele sehr verschieden gebaute Thiere nach Lokalisation und Beschaffenheit dieselben; also wird die specifische, typische Verschiedenheit der Gestalt und Struktur dieser Thiere nicht durch die Nahrung hervorgebracht oder auch nur bedingt; sondern die Verwendung der Nahrung zur Produktion typisch verschiedener Gestaltungen hängt wesentlich von der Beschaffenheit des thätigen Eies, also von seiner physikalisch-chemischen Struktur ab. Aus diesem Grunde ist die selbstverständlicher Weise gleichfalls nöthige Erforschung dieser Verhältnisse in dem Programm nicht besonders erwähnt worden.

Auch werden die gestaltenden Wirkungsweisen innerhalb sehr großer Organismengruppen im Wesentlichen dieselben sein, und die Unterschiede der producirten Gestaltungen wesentlich auf quantitativen, lokalen und zeitlichen Unterschieden in der Bethätigung dieser Wirkungsweisen beruhen. Die »allgemeine Entwickelungsmechanik« kann also die genannten Verhältnisse etwas vernachlässigen.

Dagegen werden sie für die »specielle Entwickelungsmechanik« von größerer Bedeutung sein, obschon z. B. auch viele Thiere mit gleich großem und gleich gelagertem Nahrungsdotter sehr verschiedene Gestalt ausbilden.

Unter specieller Entwickelungsmechanik wird man die Lehre von der besonderen Verwendung zu verstehen haben, die im Einzelfalle von den allgemeinen gestaltenden Wirkungsweisen gemacht wird. Dabei werden auch die Lokalisation der Nahrung als der Energievorräthe, sowie die Bahnen, die sie zu ihrer Verwendung und bei ihrer Verwendung einschlagen, von großem Interesse sein. Doch sind über die Bahnen der Energie bei ihrem Wirken selbst die Physiker trotz der einfacheren Verhältnisse ihrer Untersuchungsobjekte manchmal noch im Zweifel.

Ursache eines Geschehens ist ein diesem Geschehen vorausgehendes Geschehen, aus welchem das ersterwähnte Geschehen mit Nothwendigkeit folgt. Häufig besteht das vorausgehende Geschehen aus mehreren zusammenwirkenden Theilen, den sogenannten Komponenten oder Faktoren, von denen ein oder mehrere schon lange vorher bestehen, also einen Zustand darstellen, während nur eine Komponente unmittelbar vorher neu hinzukommt; diese Komponente stellt also das letzte der Wirkung vorhergehende Ereignis dar. Populärer Weise bezeichnet man gewöhnlich nur dieses letzte Ereignis als die Ursache des Geschehens. So bezeichnet man z. B. bei der Explosion einer Pulvermine gern den Funken als die Ursache der Explosion, während doch das Pulver ebenso nöthig dazu ist; nur war dieses vielleicht schon lange vorher da, während erst mit dem Hinzukommen des Funkens die Explosion stattfand. Ebenso ist die Ursache eines rollenden Billardballes nicht bloß der mit dem Queue gegebene Stoß, sondern auch der Billardball. Die Ursache einer fliegenden Kanonenkugel ist nicht bloß der Funken, das Pulver und die Kugel, sondern auch das Kanonenrohr; diese alle zusammen bilden die Komponenten des Fliegens einer Kanonenkugel. Eine in dieser Weise angegebene

Ursache eines Geschehens heißt die »vollständige Ursache« des Geschehens.

In diesem Sinne haben wir gesagt, dass kein Geschehen »einseitig« bedingt sein kann, dass kein Geschehen bloß eine Komponente, sondern mindestens zwei Komponenten, s. Faktoren, z. B. den Billardball und das bewegte, ihn stoßende Queue haben muss. Alle Komponenten einer Wirkung müssen vorher »existiren«, sie brauchen aber nicht alle unmittelbar vorher »anzufangen«, heißt es daher in der Logik.

Von diesen unseren Ausführungen ist Hertwig anscheinend nichts bekannt.

Man betrachtet üblicher Weise das Geschehen auch auf eine andere einseitigere Art, indem man ihm eine Kraft unterlegt und dann die Kraft als die Ursache des Geschehens bezeichnet. An diese nicht philosophische, aber den Physikern geläufige, z. B. auch von Kirchhoff (23, Vorrede pag. III) erwähnte Definition habe ich der Mehrseitigkeit der Darstellung halber neben der zumeist bevorzugten philosophischen Definition des Begriffes Ursache auch einmal angeknüpft (s. o. pag. 25). Hertwig ist der Gebrauch dieser Definition unbekannt, weil die Philosophen der Vereinfachung halber den Kraftbegriff aus ihrer Definition der Ursache eliminiren. Daran klammert er sich nun und bringt seitenlange philosophische Citate dagegen.

Es ist ihm somit auch nicht bekannt, dass die Zeit, zu welcher die Naturforscher noch in der von den Philosophen gerügten und bekämpften falschen Vorstellung von den »Kräften« befangen waren, schon lange vorüber ist. Wenn er statt Philosophen, und zwar meist älterer Philosophen, moderne Naturforscher, besonders Physiker, gelesen hätte, so hätte ihm das nicht entgehen können. Was er erst noch durch seine Citate zu erkämpfen für nöthig hält, ist sogar bereits schon populär geworden; und wir haben uns dem entsprechend ausgedrückt (s. o. pag. 40).

Nach den reichen philosophischen Lesefrüchten folgt dann eine Darstellung von Hertwig's eigenen Auffassungen, der wir einige Aufmerksamkeit zu widmen Veranlassung haben.

Er erwähnt zunächst (pag. 45) die bekannte Thatsache, dass die Kräfte bloß von uns den Erscheinungen untergelegte Begriffe sind: »Die Physik beschäftigt sich daher streng genommen nicht mit der Erforschung der magnetischen und elektrischen Kraft etc., vielmehr mit der Erforschung von Erscheinungen, welche für

unser Denken etwas Gemeinsames haben, das wir unter dem abstrakten Begriff der magnetischen, der elektrischen Kraft etc. oder des Magnetismus und der Elektricität zusammenfassen.« »Mit vollem Rechte hat daher KIRCHHOFF, wie oben erwähnt wurde, als die Aufgabe der Mechanik bezeichnet: die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben, und hat daher die Mechanik als die Wissenschaft von der Bewegung bezeichnet« (pag. 46).

So weit können wir dem Autor im Wesentlichen zustimmen. Nun aber folgt HERTWIG's eigene Interpretation. Er fährt fort:

»Denn über das **Wesen** der für das Zustandekommen der Bewegungen angenommenen **Grundkräfte** in der Mechanik **kann uns die Forschung nicht mehr ‚lehren'**, als es **die auf die einfachste Weise gegebene ‚Beschreibung'** von den Bewegungen der Körper **thut**« (pag. 46). Und er fährt unmittelbar fort: »Angesichts der Aussprüche von ROUX und manchen anderen Forschern, welche die Erforschung der gestaltenden Kräfte oder Energien, der verae causae, als die wahre Aufgabe der Biologie hinstellen, scheint es uns an der Zeit diese Verhältnisse wieder einmal klar zu legen.«

Obgleich wir uns nicht besonders für die Kräfte, sondern direkt für die Wirkungsweisen engagirt haben, wollen wir uns doch den Sinn dieser Äußerung HERTWIG's klar machen. Derselbe ist offenbar der, dass die Forschung über die Kräfte uns nichts mehr lehren kann als es die auf die einfachste Weise gegebene Beschreibung thut; und HERTWIG überträgt diese Auffassung von der Massenmechanik, welche es ja mit leicht übersehbaren Vorgängen zu thun hat, durch seinen Nachsatz sogleich auf die Biologie, speciell auf die Entwickelungsmechanik.

HERTWIG ahnt offenbar nicht, dass das, was KIRCHHOFF unter NB. vollständiger und einfachster Beschreibung versteht, etwas ganz Anderes ist, als was er selber sich dabei denkt. Es handelt sich nicht, wie er glaubt, um einfache, das heißt kurze und klare sowie vollständige Beschreibung des unmittelbar Wahrnehmbaren einer einzelnen Bewegung; sondern erst die auf Grund überaus vielseitiger Beobachtungen, in schwierigen Fällen auch auf Grund besonderer Experimente, gewonnene Einsicht vom Wesentlichen dieser Vorgänge ermöglicht die von KIRCHHOFF gemeinte vollständige und einfachste, das heißt »mit den wenigsten und allgemeinsten Annahmen auskommende« Beschreibung des wirklichen Geschehens, nicht bloß seines äußeren Scheins.

In diesem Sinne sagt Kirchhoff selber auf der ersten Seite seines Buches (23) unmittelbar nach der von Hertwig citirten Definition der Mechanik Folgendes:

»Es soll die Beschreibung der Bewegung eine vollständige sein. Die Bedeutung dieser Forderung ist vollkommen klar: es soll eben keine Frage, die in Betreff der Bewegungen gestellt werden kann, unbeantwortet bleiben.

»Nicht so klar ist die Bedeutung der zweiten Forderung, dass die Beschreibung die einfachste sei. Es ist von vorn herein sehr wohl denkbar, dass Zweifel darüber bestehen können, ob eine oder die andere Beschreibung gewisser Erscheinungen die einfachere ist; es ist auch denkbar, dass eine Beschreibung gewisser Erscheinungen, die heute unzweifelhaft die einfachste ist, die man geben kann, später, bei weiterer Entwickelung der Wissenschaft durch eine noch einfachere ersetzt wird. Dass Ähnliches stattgefunden hat, dafür bietet die Geschichte der Mechanik mannigfaltige Beispiele dar.«

Da Hertwig auch der Meinung ist, Kirchhoff bediene sich nicht des Begriffes Kraft, so sei noch ein weiterer Satz dieser ersten Seite des Buches citirt: »,Bewegung' ist die Änderung des Ortes mit der Zeit; was sich bewegt, ist die Materie. Zur Auffassung einer Bewegung sind die Vorstellungen von Raum, Zeit und Materie nöthig, aber auch hinreichend. Mit diesen Mitteln muss die Mechanik suchen ihr Ziel zu erreichen, und mit ihnen ,muss' sie die Hilfsbegriffe konstruiren, die sie dabei nöthig hat, z. B. die Begriffe der Kraft und der Masse.« Kirchhoff erwähnt noch besonders (Vorrede pag. IV), dass man auch auf dem von ihm eingeschlagenen Wege es mit dem Begriffe Kraft zu thun hat, der aber keine Unklarheit zur Folge hat, »da die Einführung der Kräfte hier nur ein Mittel bildet, um die Ausdrucksweise zu vereinfachen, um nämlich in kurzen Worten Gleichungen auszudrücken, die ohne Hilfe dieses Namens nur schwerfällig durch Worte sich würden wiedergeben lassen.« In verschiedenen Abschnitten handelt dann Kirchhoff auf seine Weise von Kräften im Speciellen.

Herr Kirchhoff hat wohl nicht geahnt, was sein Ausspruch über die »vollständige und möglichst einfache Beschreibung« der Massenbewegungen, also über das an sich schon einfachste, am leichtesten zu beobachtende und vorzustellende Geschehen durch eine den Sinn seiner Worte nicht erfassende Deutung und durch rein mechanische,

anpassungslose Übertragung auf ein anderes, der direkten Beobachtung viel weniger zugängliches Gebiet für Verwirrung anrichten würde.

Die Mechanik ist überhaupt nicht bloß auf »beschreibende« Weise entstanden, sondern unter Anstellung von zahllosen scharfsinnigen, analytischen Experimenten, die über ein Jahrhundert in Anspruch nahmen.

Erst so ist die Einsicht gewonnen worden, die zu deduktiver und mathematischer Bearbeitung die Möglichkeit bot; und dann endlich konnte nach über zweihundert Jahren ein KIRCHHOFF daran gehen, diese Vorgänge auf die »einfachste« und (möglichst) »vollständige« Weise zu »beschreiben«.

Bei dieser Forschungsarbeit sind viele Hypothesen gemacht und wieder verworfen, oder allmählich verificirt worden.

HERTWIG glaubt auch, NEWTON habe keine Hypothese gemacht. Er interpretirt daher den Satz: »hypotheses non fingo« als: »ich mache keine Hypothesen«.

NEWTON war aber Vertreter der Emanationshypothese des Lichtes und der auf diese gegründeten Theorie. Der Nachdruck in jenem Satze ist also wohl weniger auf hypotheses als auf fingo zu legen; und so bedeutet der Satz: Ich erdichte keine Hypothesen, sondern ich leite sie aus den Thatsachen selber ab.

Auch hat NEWTON mancherlei analytische Experimente gemacht, bis er unter Benutzung dieser und mit Verwerthung der Beobachtung des unmittelbaren Naturgeschehens zu seiner einfachen, allerdings sehr vorsichtig ausgesprochenen »Hypothese« kam, dass die Massen so auf einander wirken, als ob von ihnen selber (von ihren Mittelpunkten) die sichtbaren Näherungswirkungen ausgingen.

Die andere, neuerdings wieder von einigen Autoren vertretene Auffassung, dass die bezüglichen Wirkungen nicht von den sich nähernden Massen selber ausgehen, sondern durch äußere Einwirkungen auf diese Massen hervorgebracht werden, ist in der That viel komplicirter[1]). NEWTON's Auffassung gestattet daher die »einfachste« Beschreibung des Geschehens.

HELMHOLTZ sagt so, unserer Auffassung wohl entsprechend, in

[1]) Wie durch primär abstoßende Wirkungen zweier Gebilde Näherung derselben in direkter Richtung hervorgebracht werden kann zeigt auf das Schönste mein Versuch der Selbstkopulation von Chloroformtropfen, welche auf gesättigter wässeriger Karbolsäure schwimmen (1, Bd. II. pag. 34).

seinem Vorwort zu HERTZ's Principien der Mechanik (28) pag. XX: »Erst NEWTON kam zum Begriff der Fernkraft. Es ist bekannt, wie sehr Anfangs ihm selbst und seinen Zeitgenossen der Begriff unvermittelter Fernwirkung widerstrebte« (das ist eine Fernwirkung, ohne dass in dem zwischenliegenden Medium irgend eine Veränderung vor sich geht, im Unterschied von elektrischer Wirkung. Ref.). »Die allgemeinen principiellen Sätze der Mechanik haben sich alle entwickelt unter der Voraussetzung von NEWTON's Attributen der konstanten, also auch konservativen Anziehungskräfte zwischen materiellen Punkten und der Existenz fester Verbindungen zwischen denselben. Sie sind ursprünglich nur unter der Annahme solcher gefunden und bewiesen worden.«

Erst die durch Vergleichung und Analyse vieler, zum Theil künstlich hervorgebrachter Fälle verschiedener Art gewonnene, das Wesentliche des Geschehens erfassende Einsicht gestattet die von KIRCHHOFF gemeinte vollständige und einfachste Beschreibung des mechanischen Geschehens.

Da es sich somit nicht, wie HERTWIG meint, um einfache Beschreibung des Geschehenen nach seinem äußeren Schein handelt, so hat dieser Autor bei seinem Ausspruch noch ein Zweites, fast noch wichtigeres Moment übersehen. Das bezügliche Geschehen muss nämlich überhaupt erst auf die von uns genannte Weise vollständig »erforscht« sein, ehe wir es vollständig und auf diese einfachste Weise beschreiben können. Die »Beschreibung« kann uns von diesem Wissen nichts »lehren«, was wir nicht zuvor auf nicht bloß das Geschehene beschreibende, sondern auf eine das Wesentliche aus wieder zum Theil experimentell erzeugten Fällen abstrahirende Weise erforscht haben.

Was so erforscht worden ist, das können wir dann auch beschreibend darstellen.

Das ist nun auch auf den schönen Ausspruch NAEGELI's anzuwenden: »Einen Naturvorgang begreifen heißt gleichsam nichts Anderes als ihn denkend wiederholen, ihn in Gedanken hervorbringen.« Dies ist sehr richtig, aber es genügt nicht, sich seinen sichtbaren Ablauf, also seinen äußeren Schein, denkend zu wiederholen; sondern es ist zuvor meist vieljährige und mannigfache experimentelle Forschung nöthig, bis wir einen Vorgang so weit erkannt haben, dass wir ihn selber, also das bei ihm stattfindende wirkliche Geschehen und Wirken uns annähernd vorstellen und daher »denkend wiederholen« können. So vollständig haben

wir noch gar keinen Vorgang erkannt, um ihn vollständig in Gedanken wiederholen zu können. Wir schreiten aber fortwährend weiter in solcher causaler Erkenntnis; das muss uns Trost und Genugthuung sein.

Das »Wie«, das eigentliche Wesen des Wirkens ist uns zwar in letzter Instanz immer unbekannt. Aber wir kennen doch schon recht verschiedene Wirkungsweisen im Bereiche des Anorganischen und Organischen; desshalb habe ich als unsere praktische, mit Erfolg angreifbare Aufgabe formulirt, das so überaus mannigfaltige organische gestaltende Geschehen jederzeit auf eine möglichst kleine Anzahl beständiger, das heißt sich stets gleich bleibender Wirkungsweisen zurückzuführen. Diese Zahl beständiger Wirkungsweisen wird zunächst ziemlich groß werden; aber sie wird durch weitere Zerlegung allmählich vermindert werden; und immer mehr werden wir später auf Wirkungsweisen kommen, die vom anorganischen Geschehen her bekannt sind. Mag sich stets die folgende Generation bemühen, die Zahl der ihr überlieferten noch komplexen aber beständigen Wirkungsweisen zu vermindern und somit die erkannten Wirkungsweisen zu verallgemeinern.

Hertwig fasst dann sein Urtheil über unser Programm in die, wie wir sahen, nicht sachlich begründeten Worte zusammen (pag. 55):

»In seinen (scil. Roux's) Schriften begegnet uns auf Schritt und Tritt die von Schopenhauer und Lotze getadelte Verwendung der Begriffe ‚Ursache und Kraft'. In ihnen erhält ferner der Begriff der Causalität eine solche Fassung, dass man nicht weiß, was man auf dem Gebiete der Biologie überhaupt noch eine ‚ursächliche Forschung' nennen soll. Denn wenn Roux als solche ‚die Ermittelung der gestaltenden Kräfte oder Energieen' bezeichnet, so stellt er der Entwickelungsmechanik eine Aufgabe, welche, streng genommen, die Naturwissenschaft überhaupt nicht erforschen kann, und trägt in ihre Definition gleich alle die Unklarheiten hinein, welche dem Begriff der Kraft anhaften. Bei solcher Unklarheit kann es uns fürwahr nicht Wunder nehmen, wenn Roux von der gewaltigen Größe der Aufgabe seiner Entwickelungsmechanik mit einer gewissen ehrfurchtsvollen Scheu redet, als dem ‚schwierigsten' Unternehmen, ‚an welches sich der Menschengeist gewagt hat'.

»Die Schwierigkeit besteht eben darin, dass Niemand aus den genauer dargelegten Gründen näher angeben kann, was denn nun eigentlich erforscht werden soll. Es ist genau derselbe Zustand, der eintreten würde, wenn Jemand als die Aufgabe der

gesammten Naturwissenschaft die Erforschung der weltbildenden Kraft angeben wollte.«

Also es kann Niemand angeben, was nach meiner Meinung nun eigentlich erforscht werden soll. Ich darf wohl hoffen, dass die Leser unseres vorstehend reproducirten Programms anderer Meinung sind; sie werden noch weiter darüber aufgeklärt sein, wenn sie auch den zugehörigen zweiten, über die Forschungsmethoden handelnden Abschnitt gelesen haben werden. Diese ganze Expektoration HERTWIG's hat zur Vorbedingung die von ihm streng durchgeführte Verschweigung des Wesentlichsten meines Programms, der Erforschung der gestaltenden Wirkungsweisen; und sie beruht andererseits auf der unrichtigen Auffassung HERTWIG's über meine Vorstellungen von Ursache und Kraft.

### Ic. »Physik und Chemie kennen keine gestaltenden Kräfte«: O. HERTWIG.

Vor dem eben citirten Endurtheil über das Programm der Entwickelungsmechanik fügt HERTWIG noch einen längeren Exkurs über die »gestaltenden Kräfte« ein, da wir gelegentlich der zu erforschenden gestaltenden Wirkungsweisen auch von den ihnen zu supponirenden gestaltenden Kräften gesprochen haben. Die Bezeichnung »gestaltend« wurde von mir angewendet zur Unterscheidung von den keine Gestaltungen oder nicht bleibende, sondern rasch vorübergehende Gestaltungen producirenden Funktionen, welche die derzeitige thierische Physiologie zu ihrem Forschungsgegenstande macht.

Die Organismen vollziehen bekanntlich außer den die Gestaltung bewirkenden Gestaltungsfunktionen noch andere die Erhaltung des Gestalteten bewirkende Funktionen: die Erhaltungsfunktionen. In der ersten Periode des individuellen Lebens treten die Gestaltungs-, in der zweiten Periode die Erhaltungsfunktionen in den Vordergrund. Doch kommen den Erhaltungsfunktionen in Folge des Vermögens der »funktionellen Anpassung« unter gewissen Verhältnissen auch bleibende, »gestaltende« Wirkungen in unserem Sinne zu; auch findet während der scheinbaren alleinigen Erhaltung gleichwohl durch innere Regeneration (Ausbesserung und Ersatz abgenutzter oder zu alter [?] Bestandtheile) auch Produktion bleibender Gestaltung statt. Immerhin verlaufen die reinen Erhaltungsfunktionen an sich zumeist ohne Bildung neuer bleibender Gestaltung.

Die den Morphologen interessirenden Gestaltungen sind aber

während der *embryonalen Entwickelung* großentheils scheinbar nicht *bleibende*, da sie durch die weiterschreitende Entwickelung rasch umgeändert werden. Sie stellen dabei aber doch nothwendige Vorstufen nachfolgender bleibender Gestaltungen dar und gehören *in diesem Sinne zu den »bleibenden«* Gestaltungen. Auch handelt es sich überhaupt nicht um lebenslängliches Bleiben (wir erinnern nur an die wieder rückgebildeten Organe), sondern um die wichtigere Unterscheidung der »Dauergestaltungen« von den rasch vorübergehenden und immer in wesentlich gleicher Weise wechselnden Gestaltänderungen, die die Vollziehung der Erhaltungsfunktionen bedingt, wie z. B. die Gestaltänderungen bei der Thätigkeit der Muskeln oder der Drüsenzellen. Diese beiderlei Gestaltungen müssen wir unterscheiden, so wie man die bleibende Struktur einer Maschine von den wechselnden Zuständen derselben zu unterscheiden hat, die sie bei ihrer Thätigkeit durch die Drehung der Räder, Bewegung von Hebeln etc. fortwährend und in gleicher Weise sich wiederholend erfährt.

Es muss also *Kräfte* und *Kräftekombinationen* geben, welche allein oder vorzugsweise diese *bleibenden* Gestaltungen bewirken; wie es andererseits Kräfte und Kräftekombinationen geben muss, welche das Gestaltete in seinem Stoffwechsel *erhalten* und die Erhaltungsfunktionen des Ganzen vollziehen

Es giebt auch in der Physik viele Vorgänge (also Wirkungen von Kräften), die *keine bleibenden*, sondern rasch vorübergehende *Gestaltungen* hervorbringen; so das ruhige Fließen des Flusses in seinem Bette oder der Elektricität im metallischen Leiter, die Beleuchtung von Gegenständen. Mit *relativ geringer gestaltender Wirkung* im Verhältnis zur Krystallisation, oder zur zerstörenden Wirkung des Sturmwindes, eines abnorm angeschwollenen Flusses, oder der einen Felsen sprengenden Mine ist ferner z. B. die bloße Erwärmung eines Körpers verbunden.

*Dauernde* oder *vorübergehende Gestaltungen*, sowie *Vorgänge mit geringer oder starker Produktion von Gestaltung*: das sind für die Physik im Allgemeinen untergeordnete Unterscheidungen; für *uns als Morphologen* aber *sind es fundamentale Unterscheidungen*. Daher habe ich die die organischen Gestaltungen bewirkenden Kräfte und Kräftekombinationen als *»gestaltende Kräfte«* und *»gestaltend wirkende Kombinationen von Kräften«* besonders bezeichnet.

Von diesen *gestaltenden Kräften* resp. *gestaltenden Kombinationen von Kräften* finden sich in meinen Arbeiten allge-

meinen wie speciellen Inhalts viele Beispiele gegeben, die ich mir erlaube, Hertwig zur Lektüre zu empfehlen.

Es sei zunächst wieder an das Eingangs (pag. 7—12) ausführlich citirte Beispiel von den Biegung bewirkenden Kräften erinnert, da die Biegung einen generellen Grundvorgang der embryonalen Formbildung darstellt.

Ferner sei der Nachweis erwähnt (1, Bd. I. pag. 75), dass die Gestalt der Lichtung der Blutgefäße eine Anpassung an die Selbstgestaltungstendenz des Blutstrahles, also an die Resultirenden der im Blutstrahl wirkenden Propulsions- und Seitendruckkräfte darstellt; ferner die Ableitung der in neuen statischen Verhältnissen entstehenden, diesen aufs »Zweckmäßigste« angepassten Knochenstruktur von der Vertheilung der Druck- und Zugkräfte, die also dabei gestaltend wirken; weiterhin denken wir daran, dass G. Berthold, O. Bütschli, Quincke u. A. die Kohäsionskraft der Oberflächenschicht von Tropfen zur Ableitung vieler Zellgestaltungen verwandt haben, wie auch ich neuerdings diese Kraft zur Ableitung der Selbstordnungsvorgänge der Furchungszellen herangezogen habe.

Mithin sind die verschiedenen Biegungskräfte, die hämodynamischen Kräfte, die im Knochen fortgepflanzten Druck- und Zugkräfte, die verschieden großen Kohäsionskräfte der Oberfläche von Tropfen sowie noch fast flüssiger Zellenenoberflächen solche mehr oder weniger »bleibende« Gestaltungen veranlassende, also gestaltende Kräfte.

Aus dem Bereiche des Anorganischen sei noch der Krystalle gedacht, welche durch die supponirten Molekularkräfte ihre specifische Gestaltung empfangen, ferner der vielfältigen Gestaltung der Gebirge, die durch die ungleiche Festigkeit der Gesteine (also wieder durch Molekularkräfte), wie andererseits durch herabfließendes Wasser, durch Frost (d. h. durch die Ausdehnung des Wassers beim Gefrieren), durch Wirkung der Kohlensäure etc. bedingt ist; weiterhin der Gestalt der Thäler, der Flussläufe und der sie bewirkenden Kombinationen von verschiedenen Kräften.

Wir möchten nun auch womöglich wissen, welche Kombinationen der im Anorganischen erkannten physikalisch-chemischen Kräfte bei den organischen gestaltenden Grundvorgängen: so beim Wachsthum (der Assimilation), bei der Zellwanderung, Zellstreckung, Zelltheilung etc. betheiligt sind, und wie, d. h. durch welche Arten von Wirkungsweisen diese Leistungen hervorgebracht werden etc.

Nach Hertwig dagegen giebt es überhaupt keine gestaltenden

Kräfte; er leitet sogar aus einer philosophischen Definition des Begriffes der Kräfte ab, dass die Kräfte nicht gestaltend wirken können.

Wir wollen seinen Exkurs hier in toto verbotenus, also ohne jede Auslassung abdrucken, um der Einwendung vorzubeugen, seine Auffassung wäre durch unvollständige Wiedergabe entstellt worden. Denn wenn wir auch diese Auffassung durchaus nicht theilen, so charakterisirt diese eigene Darlegung Hertwig's seine physikalischen und chemischen Ansichten besser als irgend eine Schilderung von fremder Seite dies zu thun vermöchte. Die Leser gewinnen vielleicht dabei auch gleich mir eine Aufklärung darüber, warum O. Hertwig meine vielfach wiederholten Darstellungen unserer Aufgaben nicht verstanden hat und nicht verstehen konnte.

Er sagt (pag. 56): »Was sollen wir uns, bei Lichte besehen, unter Ermittelung von **gestaltenden Kräften vorstellen? Physik und Chemie kennen solche vor der Hand nicht!**«

(Von physikalischen gestaltenden Kräften haben wir vorher eben gesprochen; es sei daher hier in Bezug auf die gestaltende Wirkung chemischer Kräfte nur noch an die Stereochemie erinnert, die jetzt ihre Triumphe feiert und die auf der Annahme bestimmt ordnender, also gestaltender Atomkräfte beruht.)

Unser Autor begründet nun sofort die ausgesprochene Behauptung, indem er (pag. 56) fortfährt:

»Denn der Begriff ,Kraft' zielt, wenn er mit Nutzen verwandt werden soll, immer auf das Allgemeine der Erscheinungen, auf allgemeine Eigenschaften der Materie; daher er am meisten in der Physik, schon weniger in der Chemie gebraucht wird und in der Biologie ohne Schaden entbehrt werden könnte. Die Verbindung der beiden Worte ,gestaltende Kraft' insbesondere schließt eine naturwissenschaftlich brauchbare Verwendung des Kraftbegriffes geradezu aus. Denn Gestalt ist stets etwas Besonderes, etwas Konkretes, wodurch ein Ding sich vor einem anderen Ding auszeichnet. Der Ausdruck ,gestaltende Kraft' ist wissenschaftlich ebenso werthlos wie die ,Lebenskraft', welche Lotze durch seine mechanischen Lehren hatte beseitigen wollen.«

Die Kräfte bewirken somit nach Hertwig bloß »Allgemeines«; Gestalten aber sind etwas zu »Besonderes«, als dass sie durch Kräfte bewirkt werden könnten; daher kann es keine gestaltenden Kräfte, somit logischer Weise doch wohl auch keine Gestaltungs-

vorgänge, denen wir diese Kräfte supponiren könnten, also auch keine Gestalten geben? Das übertrifft noch die kühnsten Erwartungen, die man in Bezug auf Negation des Thatsächlichen von einem »reinen Theoretiker« hegen darf. Dagegen ist die Jahrhunderte dauernde Verleugnung der Meteoriten, »weil im Himmel keine Steine sind und also auch keine aus ihm herunterfallen können«, noch empirische Exaktheit; denn der Meteoritenfall ist doch, vom Ende August abgesehen, eine nicht allzu häufige Erscheinung, die auch nicht Jeder zu sehen bekommt, wie die Gestaltänderungen von Berg und Thal und die Krystallbildungen etc.

Hertwig fährt fort:

»Eine genauere Analyse des Begriffes ‚gestaltende Kraft oder Energie' wird uns zeigen, wie wenig er leistet und wie wenig einer Erkenntnis durch ihn gedient wird.

»Wer von gestaltenden Kräften redet, kommt in die Lage, so viele einzelne Gestaltungskräfte annehmen zu müssen, als es verschiedene Gestalten giebt. Eine Kraft, welche einen Kochsalzkrystall erzeugt, muss von der Kraft, welche einen Krystall von Glaubersalz schafft, ebenso verschieden sein, als das auskrystallisirte Kochsalz sich in seinen Eigenschaften vom auskrystallisirten Glaubersalz unterscheidet. Und Gleiches gilt von jeder thierischen, von jeder pflanzlichen Gestalt. An Stelle des Heeres der organischen Gestalten erhalten wir auf diese Weise nur ein Heer von gestaltenden Kräften.«

Also die Krystalle werden von Hertwig doch als gestaltete Gebilde angesehen; sie können bloß nicht durch »gestaltende Kräfte« hervorgebracht worden sein.

Der Autor fährt fort:

»Im Organismenreich zerfällt uns aber der Begriff ‚gestaltende Kraft' unter unseren Händen noch weiter. Jede organische Gestalt entwickelt sich, wie wir wissen. Im Entwickelungsprocess eines Thieres folgen sich zahlreiche Gestaltungen auf einander, die sich eine in die andere gesetzmäßig umwandeln. Folglich müssen wir wenn wir die Besonderheit einer Gestalt als das Ergebnis einer gestaltenden Kraft bezeichnen, konsequenter Weise auch so viele verschiedene gestaltende Kräfte, als es Formstufen in der Entwickelung giebt und eine Umwandlung derselben in einander annehmen; wir müssen zum Exempel der Froschblastula eine Froschgastrula bildende Kraft und dieser wieder eine Neurula bildende Kraft zuschreiben und so weiter jedem Entwickelungsstadium

eine Kraft, welche sich in dem Nachfolgenden verwirklicht. Es wird Jeder einsehen, dass wir auf diesem Wege mit dem Kraftbegriff ins Gedränge gerathen und dass hier für unsere Erkenntnis nichts gewonnen wird, wenn wir ‚die Welt der Erscheinungen in die Welt der Kräfte‘ übersetzen.«

»Doch vielleicht hilft uns ein anderer Weg. Vielleicht haben wir mehr Glück, wenn wir, wie Roux auch[1]) vorschlägt, die Kraft, welche eine zusammengesetzte Gestalt erzeugt, in einzelne Komponenten, in Kombinationen von Energien (?) zerlegen. Roux gebraucht dafür auch die Ausdrücke ‚gestaltliche Mannigfaltigkeit producirende Komponenten‘ oder ‚komplexe Komponenten von vorläufig unübersehbarer Komplicirtheit‘ oder besondere ‚gestaltend wirkende Kombinationen von Ursachen‘. ‚Da die organische Entwickelung in der Produktion wahrnehmbarer, typisch gestalteter Mannigfaltigkeit bestehe‘, heißt es, ‚so seien zur Entstehung typischer Mannigfaltigkeit selbstverständlich auch besondere typische Kombinationen von Ursachen (s. Energien) nöthig.‘ ‚Vermöge der Komplicirtheit ihrer Zusammensetzung müsse man diesen Komponenten Eigenschaften zuertheilen, welche von denen der anorganischen Wirkungsweisen oft so erheblich verschieden seien, dass sie den Leistungen dieser nicht nur sehr unähnlich seien, sondern ihnen zum Theil geradezu zu widersprechen scheinen.‘ Hierzu fügt Roux noch hinzu, dass es allerdings seiner unmittelbaren Auffassung entspreche, dass auch diese Komponenten in letzter Instanz auf anorganischen Wirkungsweisen beruhen.«

Hertwig fährt fort (pag. 58):

»Eine Zerlegung des Begriffes ‚gestaltende Kraft‘ in Komponenten lässt sich wohl am bequemsten in der Weise erreichen, dass man die organische Gestalt in ihre verschiedenen Theile zerlegt und für diese die gestaltenden Kräfte setzt. Man erhält dann anstatt der allgemeinen Gestaltungskraft eine Schar besonderer gestaltender Kräfte, wie muskelbildende, nervenbildende, leber-, knochenbildende Kraft etc. Auf dem betretenen Wege noch weiter schreitend kann man alle Elementartheile, welche man durch anatomische Analyse und Methode dargestellt hat, als Träger gestaltender Kräfte bezeichnen und dadurch noch eine weitere Zerlegung in besondere gestaltende Kräfte

[1]) Dieses »auch« ist nicht zutreffend; denn ich habe die vorher erwähnte Auffassung nicht vertreten. Diese bleibt unbestrittenes Eigenthum Hertwig's.

herbeiführen. In dieser Weise könnte man von einer gestaltenden Kraft der Zelle, des Kerns und der wieder im Protoplasma unterscheidbaren Elementarkörnchen sprechen (ROUX's Isoplassonten, Autokineonten, Automerizonten, Idioplassonten).«

Also nach HERTWIG »lässt sich eine Zerlegung des Begriffes ,gestaltende Kraft' in Komponenten wohl ,am bequemsten' in der Weise erreichen, dass man die organische ,Gestalt' in ihre verschiedenen Theile zerlegt und für diese die gestaltenden Kräfte setzt«.

Auf die Bequemlichkeit kommt es uns bei der Forschung weniger an als auf die Richtigkeit, auf die Wahrheit.

Wir erfahren aus dieser Ausführung HERTWIG's, wie er sich eine wissenschaftliche »Analyse« vorstellt. Nach dieser Probe sind unsere Auffassungen darüber so verschieden, dass wir uns kaum in dieser Hinsicht verständigen werden. Er sieht aber selber ein, dass bei dieser (seiner) Art der Analyse der gestaltenden Kräfte nichts Brauchbares herauskommt, denn er fährt fort:

»Wird auf diesem Wege etwas gewonnen? Liegt nicht klar auf der Hand, dass der causale Forscher hier nichts Anderes thut, als nur die Ergebnisse des deskriptiven Forschers in eine andere Sprache zu übersetzen und seinen durch Analyse gewonnenen Erscheinungen das Wörtchen ,Kraft' unterzuschieben?«

Dem stimmen wir vollkommen zu; auf diese von HERTWIG angegebene Weise wird allerdings nichts gewonnen.

»ROUX selbst hat eine Zerlegung der gestaltenden Kraft in Komponenten in der konsequenten Weise, wie wir es hier gethan haben, um den Gedanken durchzudenken, nicht ausgeführt. Dagegen spricht er, abgesehen von den schon oben angeführten, allgemeinen Redewendungen, von Energien der Entwickelung, der Erhaltung, der Rückbildung der Zellen und ihrer Elementartheile. Als komplexe Komponenten führt er auf die elementaren Zellfunktionen: die Assimilation, die Dissimilation, die Selbstbewegung, Selbsttheilung, die Selbstdifferenzirung der Zelle etc., lauter Dinge, welche der deskriptive Anatom auf Grund seiner Beobachtungen den Zellen als Eigenschaften beigelegt hat. Erfahren wir etwa hieraus, was für eine Naturkraft denn nun eigentlich die ,gestaltende Kraft' ist, was eine Kombination von Energien, was eine komplexe und was eine einfache Komponente von ihr ist? Namen, leere Namen und nichts weiter! Auf festen Boden gelangen wir nur da, wo ROUX sich der Ergebnisse und

Ausdrucksweisen der von ihm so gering geschätzten (? Ref.) ‚deskriptiven Biologie‘ bedient.«

Die von Hertwig hier allein citirten komplexen Komponenten des organischen gestaltenden Geschehens sind, wie ich gesagt habe, noch erste Nothbehelfe; immerhin bezeichnen sie doch beständige Wirkungsweisen von gestaltender Bedeutung. Doch habe ich außer diesen bereits von der deskriptiven Forschung erkannten komplexen Komponenten auch schon andere von mir erkannte aufgeführt, die Hertwig allerdings auslässt, da sonst sein Schlusssatz nicht anwendbar gewesen wäre, dass nur, so weit wir bei der deskriptiven Forschung Anleihen gemacht haben, etwas Brauchbares herausgekommen sei.

Es sei daher an die trophische Wirkung, das heißt Knochen-, Knorpel-, Binde-, Muskelgewebebildung auslösende Wirkung der bezüglichen funktionellen Reize erinnert, eine komplexe Komponente, auf welche sich meine Millionen specieller Gestaltungen erklärende Theorie der funktionellen Anpassung stützt; ferner an die direkte Näherungswirkung, welche Furchungszellen auf einander ausüben können (Cytotropismus), an andere Arten von Cytotaxis, ferner an den (trotz Hertwig) zuerst von mir erbrachten Nachweis, dass die »Gestalt« der Furchungszelle die Theilungsrichtung derselben bestimmt und besonders an die durch eine Reihe ausgezeichneter Untersuchungen von Mitarbeitern des Archiv für Entwickelungsmechanik, wie Driesch, Morgan, O. Schultze, Zoja ermittelte Wirkung der Gestalt der ersten Furchungszellen dahingehend, dass sie bestimmt, ob ein halber oder ein ganzer Embryo aus ihr hervorgeht, eine Thatsache, welche nie durch Beschreibung des normalen Geschehens hätte ermittelt werden können. Das sind einige Beispiele von komplexen Wirkungsweisen, resp. von ihnen zu supponirenden, unübersehbar komplicirten Kombinationen von Kräften.

Der Leser wird ferner bemerkt haben, dass Hertwig statt des von mir verwendeten Plurals »gestaltende Kräfte« und statt der gestaltend wirkenden Kombinationen von Kräften es vorzieht, in seinen Ausführungen unrichtiger Weise immer im Singular von »der« gestaltenden Kraft zu sprechen; so fragt er auch: »Erfahren wir, was für ‚eine‘ Naturkraft denn nun eigentlich ‚die‘ gestaltende Kraft ist?« und fügt hinzu: »Namen, leere Namen und nichts weiter!« Diese letztere Charakterisirung wendet er auch, wie wir sahen, auf Kombinationen von Kräften, sowie auf komplexe und einfache Komponenten an.

Nun ich hoffe, dass diejenigen freundlichen Leser, welche meine Eingangs-reproducirten früheren Äußerungen mit einigem Nachdenken gelesen haben, und noch mehr solche, welche auch Kenntnis von meinen Specialarbeiten besitzen, anders darüber denken werden als HERTWIG. Wir wussten schon seit Langem, dass unsere Erörterungen für ihn bloß »Worte, leere Worte« sind, dass er ihren Inhalt nicht zu appercipiren vermag.

Man würde nach den vorstehenden Ausführungen noch glauben können, dass HERTWIG bloß gegen meine »Bezeichnung« »gestaltende Kräfte« opponire, weil er sich, wie wir gesehen haben, irrthümlicher Weise darunter immer für jede specielle Gestalt eine besondere Kraft, eine Kraft von besonderer, bleibender Qualität denkt; und dass daher unsere Differenz der Meinungen mit der Aufklärung verschwände, dass es sich bei mir bloß um die bereits als bekannt angenommenen physikalisch-chemischen Kräfte und zwar meist um besondere Kombinationen dieser Kräfte handelt, denen dann auch besondere gestaltende Wirkungen zukommen; dass wir also darunter keine besonderen Kräfte, sondern, entsprechend den zahlreich gegebenen Beispielen, nur die gewöhnlichen physikalisch-chemischen Kräfte uns denken, die aber in Kombinationen thätig sind, welche zur Produktion der organischen Gestaltungen sich eignen.

Doch auch diese Aufklärung unserer Differenz ist unmöglich. HERTWIG eliminirt diese Möglichkeit und bleibt dabei, dass es auch keine gestaltenden Kombinationen von Kräften geben könne, indem er fortfährt (pag. 59):

»Noch ein dritter Weg bleibt zu versuchen, **die gestaltende Kraft direkt in die Grundkräfte der Physik zu zerlegen** und die **organischen Gestalten direkt aus komplexen Komponenten** von **Schwerkraft, Kohäsionskraft, chemischen, elektrischen, magnetischen Kräften zu erklären.**

»**Dass dieser Weg ebenfalls nicht der rechte ist, braucht kaum einer näheren Darlegung.** Zwar sind die Grundkräfte der Natur wie in den unorganischen Körpern auch in den Organismen wirksam und können, wo sie sich in Erscheinung zeigen, untersucht werden, aber wir können keine ‚gestaltende Kraft' durch Kombination von Schwerkraft, Kohäsionskraft, chemischer, elektrischer Kraft konstruiren oder durch Vereinigung von ein bischen Schwerkraft, chemischer Kraft, Kohäsionskraft zur Symbiose à la DREYER organische Gestalt produciren.«

HERTWIG hätte hinzufügen können, dass dieser von ihm gleich-

falls als unmöglich bezeichnete Weg derjenige ist, den ich für den richtigen halte, den auch schon BAER und KASPAR FRIEDRICH WOLFF bezeichnet haben, und den ich in verschiedenen Specialarbeiten, wie ich hoffe, nicht ganz erfolglos betreten habe.

Ich erlaube mir als Beispiel nochmals an meine Ableitung der trajektoriellen neuen Knochenstruktur nach Heilung von Knochenbrüchen und bei Ankylosen zu erinnern; es gelang mir, diese wunderbar zweckmäßigen gestaltlichen Anpassungen an ganz neue Verhältnisse von einer einfachen und einer komplexen Komponente abzuleiten: nämlich von der Fortpflanzung des Druckes und Zuges in der Knochensubstanz und von der trophischen, d. h. Knochenbildung anregenden Wirkung der bei der Einwirkung des Druckes und Zuges stattfindenden Erschütterung resp. Spannung auf die Osteoblasten.

Also »wir können keine ‚gestaltende Kraft' durch Kombination von Schwerkraft, Kohäsionskraft, chemischer, elektrischer Kraft konstruiren!« Das müssen wir uns wohl zur Nachachtung unverlierbar einprägen und bei unseren Forschungen stets gegenwärtig halten?

Da müssen wir doch die Frage aufwerfen: wodurch sind denn nach HERTWIG die Gestaltungen der anorganischen und organischen Natur entstanden, wenn es keine einfachen »gestaltenden Kräfte«, also keine Wirkungsweisen, denen wir solche Kräfte supponiren können, giebt, und wenn auch keine Kombinationen von Kräften besondere Gestaltungen hervorzubringen vermögen? Dann bleibt kein anderer Schluss übrig als: es giebt auch keine Gestaltungen; also Berge, Thäler, Felsen, Krystalle, Organismen existiren nicht, da sie (nach HERTWIG's Voraussetzungen) nicht entstehen konnten.

Nunmehr haben wir keine Veranlassung mehr, uns zu wundern, dass für HERTWIG auch meine Halbembryonen, die ich bereits auf drei Versammlungen von Naturforschern und in einigen naturwissenschaftlichen Gesellschaften demonstrirt habe, nicht existiren, noch weniger darüber, dass für ihn auch der von mir entdeckte, subtilerer Beobachtung bedürfende Cytotropismus nicht existirt.

Es ist HERTWIG nicht bekannt, dass jede einzelne dieser von ihm genannten Kräfte schon für sich »gestaltend« wirkt, sofern diese ihre Wirkung nicht durch andere Kräfte aufgehoben wird. Wenn z. B. die Schwerkraft oder die magnetische oder elektrische Kraft zwei Theile einander nähert, so ist das schon die Produktion neuer Gestaltung, wenn auch nur sehr einfacher Gestaltung.

Verschieden starke Wirkungen einer und derselben Kraft (oder wieder, wie wir vorziehen zu sagen: einer und derselben Wirkungsweise) können schon überaus mannigfaltige Gestaltungen hervorbringen. Allenthalben gleich starke Kohäsion in der Oberflächenschicht eines Tropfens macht ihn kugelrund. Sofern aber durch äußere oder innere Einwirkungen die Kohäsion an verschiedenen Stellen verschieden stark wird, so entstehen Fortsätze von verschiedener Gestalt, die in großer Zahl und Mannigfaltigkeit auftreten können. Sind das keine Gestaltungen? Ist die Kohäsionskraft also keine gestaltende Kraft? Haben nicht von solchen Wirkungen Berthold, Quincke u. A. viele den Zellgestalten entsprechende Gestaltungen abgeleitet?

Kann nicht, um Hertwig's Ausdruck zu gebrauchen, »das Allgemeine«, wenn es in quantitativen Verschiedenheiten vorkommt, dann entsprechend Verschiedenes, also Besonderes hervorbringen?

Noch mannigfaltiger in der Art der Wirkungen sind nun Kombinationen verschiedener Kräfte resp. ihrer Wirkungsweisen.

Wir lassen der Vollständigkeit halber noch Hertwig's Schlussurtheil hier folgen (pag. 60):

»Somit fassen wir denn diese ganze Erörterung dahin zusammen, dass es sich mit dem Begriff der »gestaltenden Kraft« oder »Energie« in einer Beziehung genau so verhält, wie mit dem älteren Begriff der Lebenskraft; so wenig wie diese ist sie eine allgemeine Naturkraft, da es keine allgemeine Gestalt, sondern nur besondere Gestalten giebt. Weder die eine noch die andere lässt sich mit den Kräften der Physik vergleichen. Letztere sind wissenschaftlich brauchbare Begriffe, sie lassen sich in ihrer Bedeutung genauer definiren; mit dem Begriff »gestaltende Kraft« lässt sich in der Naturwissenschaft ebenso wenig anfangen, als mit den unzähligen besonderen Kräften, die man im gewöhnlichen Leben jedem Dinge beilegen kann, wenn man von einem aktiven Zustand desselben reden will (Verdauungskraft des Magens und Darmes, Nerven- und Muskelkraft, Kaufkraft des Geldes, Widerstandskraft eines Heeres etc.). Daher ist es naturwissenschaftlich richtiger, von den Erscheinungen, die sich, so weit die Beobachtung reicht, genau definiren lassen, als von gestaltenden Kräften zu sprechen, die doch immer nur für jeden einzelnen Fall besondere sind, da die Gestalt oder Form stets etwas Konkretes ist, durch welches sich ein Ding von anderen unterscheidet.

»Wenn irgendwo, so trifft für die Verwerthung des Begriffes Kraft in der causalen Morphologie von Roux, der schon früher citirte Ausspruch von Kuno Fischer zu: ‚In der That findet sich im Gebrauch des Begriffes Kraft eine Täuschung, die wir einleuchtend machen und zerstören müssen. Man übersetzt die Erscheinung in die Kraft, die ihr gleichkommt, dann übersetzt man diese Kraft zurück in die Erscheinung und meint jetzt, die letztere erklärt zu haben.‘

»Darum müssen wir das von Roux aufgestellte Ziel der Entwickelungsmechanik — die Erforschung der gestaltenden Kräfte oder Energien der Organismen — als ein unklares und wissenschaftlich nicht genauer definirbares bezeichnen, als ein Ziel, bei dessen Bestimmung namentlich gegen den Gebrauch des Begriffes Kraft sich schwerwiegende Bedenken erheben.«

Wir sehen also: Nicht bloß meine Arbeiten, sondern auch diejenigen vieler anderer Forscher sind von vorn herein verfehlt, weil die Philosophie Hertwig gelehrt hat, dass »der Begriff der Kraft auf das Allgemeine der Erscheinungen zielt«, »Gestalt aber etwas Besonderes, etwas Konkretes ist, wodurch ein Ding sich von einem anderen unterscheidet«. Desshalb kann es keine gestaltenden Kräfte und keine gestaltenden Wirkungen geben.

Ja, die Philosophie!

---

Nachdem wir die Äußerungen unseres Autors vollkommen reproducirt und dazu genügend Stellung genommen haben, wollen wir die Frage nach den gestaltenden Kräften der Organismen noch ein wenig weiter behandeln.

Wo kommen nun die von uns angenommenen typisch gestaltenden physikalisch-chemischen Kräfte, resp. die typischen Kombinationen von Kräften her?

Die jetzigen Kombinationen stammen immer von früheren typischen Kombinationen her, und so zurück bis zu einer anfänglichen typischen Kombination. Die erste anfängliche typische Kombination denken wir uns aber entsprechend der Descendenztheorie viel einfacher als die Mehrzahl der jetzigen; wir nehmen also an, dass später successive neue gestaltend wirkende Kräftekombinationen dazu erworben worden sind, und zwar in einer übertragbaren, also selbsterhaltungsfähigen und selbstwiedererzeugungsfähigen Art (Vererbung).

Die erste organische typische Gestaltung ist nach meiner

Hypothese, welche die erste Entstehung des Lebens durch »successive Züchtung der ‚Grundfunktionen' des Lebens aus zufälligen Variationen« des irdischen Geschehens erklärt, die zur Assimilation nöthige Struktur (s. 1, Bd. I. pag. 409—416, Bd. II. pag. 85). Diese Struktur konnte allmählich vervollkommnet werden bis zur Erlangung qualitativ vollkommener Assimilation, womit zugleich die erste und vielleicht die einzige thatsächlich existirende Vererbungsweise erworben war.

Dann oder damit gleichzeitig wurden wohl die gestaltenden Kräftekombinationen zur sogenannten Selbstbewegung, darauf die zur Selbsttheilung (einer festen Koordination von Selbstbewegungen) durch Auslese aus zufälligen Variationen erworben; zum Theil damit zugleich, meist erst danach die Fähigkeiten zu sehr vielen Specialgestaltungen von Charakteren, die vielleicht ähnlich waren denen der heutigen Protisten; dann oder zugleich wurden wohl die Eigenschaften zum Zusammenbleiben der durch Theilung einer Zelle entstandenen Zellen erlangt, wozu Kräftekombinationen zur Wiederproduktion der aus mehreren Zellen gebildeten Strukturen, also zur typischen Anordnung dieser Zellen während und nach ihrer Bildung nöthig waren. Und so weiter zu den immer komplicirteren. typisch reproducirten Gestaltungen (1, Bd. II. pag. 306).

Wenn die angenommenen ersten Lebensgestaltungen niederster Art, also die zur Assimilation, dann die zur Selbstbewegung und Selbstheilung nöthigen, sowie die allmählich neu hinzugekommenen specielleren übertragbaren (vererbbaren) Gestaltungen nicht durch Zufall entstehen konnten, was wir aber vorläufig nicht wissen, so müssten sie also etwas von anderer Seite her Gegebenes darstellen. Das meint vielleicht Driesch (19), da er schon das allereinfachste anorganische Gestaltete als etwas Unverständliches, Gegebenes ansieht. Das ist eine Auffassung, die wir nicht theilen, da wir Gestaltungen in größter Mannigfaltigkeit sich fortwährend aus zufälligen Bedingungen erzeugen sehen, eben z. B. durch ungleiche Kohäsion der Oberfläche eines Tropfens, u. dgl. Beim Organischen aber liegt das Schwierige, das Neue in der Übertragung der specifischen Gestaltung, in der Vererbung. Aber vor dieser Schwierigkeit dürfen wir nicht gleich zurückschrecken. Durch die Assimilationsfähigkeit dieser Übertragungssubstanz und durch die nie unterbrochene Kontinuität dieser Substanz (nach Aug. Weismann, J. von Sachs u. A.) erscheint auch diese Leistung möglich. Immer aber ist und bleibt, wie ich früher (1, Bd. II. pag. 79 und 1021) schon

gesagt habe, die Assimilation specifisch und hochgradig komplicirt strukturirter Gebilde nicht bloß die erste, sondern zugleich auch die höchste, das soll heißen, die am schwierigsten zu verstehende gestaltliche Leistung des Organischen; wesswegen ich auch für ihre Entstehung die größten Zeiträume in Anspruch nehme, eine Auffassung, die aber noch Niemand zu theilen scheint.

Diejenigen organischen gestaltenden Kräfte, welche uns gegenwärtig als nächste Objekte der causalen Forschung interessiren, sind die den gestaltenden Zellleistungen zu supponirenden, also die Kräfte, welche das Wachsthum (Assimilation) sowohl an sich, wie seine Größe, eventuell auch seine Richtung bestimmen (wenn letztere nicht erst nachträglich, nach der Bildung der neuen Substanz bestimmt wird); ferner die Kräfte, welche die Zelltheilung an sich, wie deren Zeit, Ort und Richtung, ferner die aktive Zellgestaltung, sowie die Ortsveränderung der Zellen, die qualitative Veränderung der Zellen (gewebliche Differenzirung) bestimmen. Theilweise geschieht dies durch innere Kräfte der einzelnen Zellen, theilweise durch äußere Einwirkungen auf die Zellen, d. h. meist durch Einwirkung der Zellen auf einander.

Es braucht aber natürlich nicht, wie Hertwig glaubt, für jede einzelne dieser besonderen Leistungen eine Kraft von besonderer Qualität angenommen zu werden, sondern bloß eine besondere Kombination von Kräften, sei es gleicher resp. verschiedener Art, wobei die meisten formalen Verschiedenheiten nur durch quantitative Verschiedenheiten der Kräfte einer und derselben Kombination hervorgebracht werden können, ähnlich wie durch Druck verschieden gerichteter, verschieden lokalisirter und verschieden starker Kräfte (z. B. mit demselben Hammer) Millionen verschiedener Formen (etwa aus Kupferblech) hervorgebracht werden können, oder wie lokale Änderungen der Kohäsionsgröße an der Oberfläche eines Tropfens Millionen verschiedener Formen desselben bewirken können.

Die Assimilation und mit ihr das Massenwachsthum der lebensthätigen Substanz (da Wachsthum der lebensthätigen Substanz nur einen Überschuss der Assimilation über die Dissimilation darstellt, s. 1, Bd. II. pag. 81) werden vielleicht am längsten eine für uns nicht zerlegbare Komponente des organischen Gestaltens darstellen, da diese Leistung einen so überaus komplicirten und in sich fest geschlossenen Komplex von Wirkungen darstellt, nach dessen geringster Zerlegung, z. B. Änderung bloß einer Komponente desselben, vielleicht schon die ganze Thätigkeit des Komplexes aufhört.

So weit diese überaus komplicirte erste Grundfunktion des Organischen auch zugleich an der typischen gestaltlichen Verwendung der von ihr producirten Masse betheiligt ist, kann ich daher den jetzt wieder so beliebten Vergleich des organischen Gestaltens mit der Krystallisation, also mit der einfachen geordneten Aneinanderlagerung einander gleicher Theile, nicht für passend erachten. Vielleicht aber kommen auch im Organischen den Vorgängen bei der Krystallisation ähnliche bloße Zusammenlagerungen der Theile durch in ihnen selber liegende Kräfte vor; vielleicht ist ihnen sogar die Cytotaxis zuzurechnen? Nach alledem muss aber erst geforscht werden; wir können es nicht von vorn herein annehmen.

Wenn wir auch die Assimilation (incl. Wachsthum) als komplexe Komponente behalten werden, so können wir doch vielleicht äußere z. B. von Nachbarzellen ausgehende Ursachen ermitteln, welche ihre Thätigkeit auslösen und ihre Größe sowie die Anlagerungsrichtung der neugebildeten lebensthätigen Substanz bestimmen.

Außerdem wird dadurch, dass wir die Assimilation nicht zerlegen können, uns noch nicht das übrige Feld der Erforschung des organischen gestaltenden Geschehens verschlossen.

Dem Verständnis der sogenannten Selbstbewegung sind wir auf der Spur; einer ersten Einsicht in die Vorgänge der Selbsttheilung nähern wir uns schon jetzt immer mehr. Das sind die drei primären, elementarsten Funktionen, die bekannten Minimalfunktionen eines Lebewesens (abgesehen von der regressiven Funktion der Dissimilation), zu welchen nach meiner Auffassung noch die Selbstregulation in der Vollziehung dieser Funktionen als neuer wesentlicher Erwerb hinzugekommen ist. Alles Weitere: die typische komplicirte Gestaltung der ein- und mehrzelligen Wesen kann den niedersten aber selbständigen Organismen fehlen; sie ist also erst ein zu dem aus diesen drei Funktionen gebildeten organischen Grundstock Hinzugekommenes und ist daher auch wohl für sich erforschbar, ist analysirbar, selbst wenn diese drei Grundfunktionen jede noch nicht analysirt sind. Wenigstens kann die Analyse so weit gehen, als sie sich auf intercellulare Wirkungen und auch von intracellularen Wirkungen auf Wirkungen der sichtbaren konstanten Zelltheile: Zellleib, Zellkern, Centrosoma bezieht.

Können wir uns nun wenigstens im Allgemeinsten dieses organische gestaltende Geschehen bereits als durch die uns bekannten Wirkungsweisen des anorganischen Geschehens resp. durch die ihnen supponirten Kräfte bewirkt vorstellen? Oder um bescheidener zu fragen:

Welches kann zunächst der allgemeine Antheil der bekannten anorganischen Wirkungsweisen an diesen Gestaltungen sein?

Ein Vergleich der Wirkungsweisen und gestaltlichen Leistungen der zur Zeit bekannten Kräfte und Energien mit den gestaltlichen Leistungen der Organismen giebt auf den ersten Blick vielleicht kein sehr ermuthigendes Resultat.

Als Wirkungen der der Materie zugeschriebenen, ihr unveränderlich immanenten **Kräfte** haben wir: chemische Wirkungen (der supponirten chemischen Atomkräfte), Kohäsionswirkungen incl. Krystallisationswirkungen (der Kohäsionskräfte) der Molekel (für die Krystallisation treten diese in Kombination mit der Gestalt der Molekel), elastische Wirkungen (der supponirten elastischen Kräfte der Molekel) und die Anziehungswirkungen der Schwerkraft, von denen allen wir bloß die gestaltenden Wirkungen der letzteren im Organismus bei Pflanzen und Thieren ein wenig kennen.

Der größte Antheil kommt wohl Kombinationen von Kohäsionswirkungen und chemischen Wirkungen zu; solche Wirkungen müssen die primären Wirkungen der die Vererbungsstruktur des Keimplasma bildenden Theile sein, wenn wir auch vom Speciellen ihrer Wirkungsweisen noch keine Ahnung haben. Im anorganischen Geschehen sind ihre gestaltenden Wirkungen als typischer Bau der Atome, als typische Gestalt und Ordnung der Molekel (Krystalle), als die mannigfachen gestaltenden Wirkungen der Kohäsion in flüssigen Oberflächen, sowie als Wirkungen der Diosmose bekannt.

Von den **Energien**, zu denen wir nun übergehen, kann der Elektricität, besonders wohl der statischen, im kleinen und kleinsten Geschehen vielleicht ein bedeutender gestaltender Einfluss zukommen; für das größere: intercelluläre Geschehen habe ich in dem ersten Beitrag (s. Bd. II. pag. 149) gezeigt, dass auf einen Antheil freier Elektricität an der Gestaltung nicht zu rechnen ist; im Beitrag (s. 1, Bd. II. pag. 320, 545 Anm. 3, 556, 571, 583) wurde dasselbe für das Gröbere des intracellulären Geschehens wenigstens in Bezug auf die Theilungsrichtung des Kernes und Zellleibes nachgewiesen.

Die Wärme kann ihrer Natur nach bloß vorhandene Gestaltung alterirend und gestaltende Mechanismen in Thätigkeit setzend wirken. Dasselbe gilt wohl vom Licht, besonders für die Pflanzen. Die Energie der chemischen Trennung hat für die Bestimmung der »groben« Gestaltung der thierischen Organismen wohl wenig Bedeutung, denn wie ich in einem Versuche des dritten Beitrages (s. 1,

Bd. II. pag. 322) an in Glasröhren eingeschlossenen Eiern beobachtet habe, ist die Lagerung der Organe ganz unabhängig von der Zutrittsstelle des Sauerstoffs; es werden nicht bestimmte Organe an dieser Zutrittsstelle angelegt. Etwas größer ist die Abhängigkeit der frühen embryonalen Gestaltung von einer fest gegebenen Zufuhrstelle der festen und flüssigen Nahrung: von der Lagerung des Nahrungsdotters, da der Entoblast immer dem Nahrungsdotter anliegt. Bezüglich der feineren Gestaltungen wurde die Energie der chemischen und molekularen Trennung bereits gelegentlich der Besprechung der dabei wirksamen Atom- und Molekularkräfte verwendet.

Dagegen ist von sehr großer gestaltender Bedeutung die Energie bewegter Massen, deren gestaltende Wirkungen ich als Massenkorrelationen der Theile des Organismus bezeichnet habe (s. 1, Bd. II. pag. 240). Sie wirkt durch gegenseitigen Druck unter stellenweiser Umsetzung in Zug allenthalben modellirend auf die Gestalt der Zellen, der Muskeln (s. 1, Bd. II. pag. 270), Sehnen, Bänder, Knochen (s. 1, Bd. II. pag. 701), der Eingeweide (s. 1, Bd. II. pag. 268). Dies geschieht im Embryo in Folge der Raumerfüllung, also des Raummangels schon dann, wenn die Bewegungen nur in Wachsthumsbewegungen oder Zellwanderungen und Zellendifferenzirungen bestehen. Dazu kommt dann zunächst die Herzbewegung; von ihr stammt her die gestaltende Energie des bewegten Blutes, die die hämodynamische Gestalt der Blutgefäße im Verlauf und an den Verästelungsstellen derselben, sowie die Dicke der Gefäßwandung bestimmt (s. 1, Bd. I. pag. 75, 97). Bald danach tritt hinzu die Energie der Bewegung seitens der übrigen Muskeln. Doch sind die Hauptmomente der Gestaltung meist schon vorher in der relativen Lagerung der Theile gegeben; und diese Lagerung bestimmt dann die gestaltende Wirkung der Massenkorrelation. Die Muskeln freilich ordnen sich durch die Massenkorrelation so, dass sie einander möglichst wenig drücken, wodurch dann auch der Ort und die feinere Lagerung der Sehnen bestimmt wird (s. 1, Bd. I. pag. 270, 621).

Gewiss kommt diesen Wirkungsweisen der Massenkorrelation auch innerhalb der Zelle schon ein großer gestaltender Antheil zu.

Die typische Gestaltung wird aber zunächst durch die Atom- und Molekularkräfte der die typische Struktur, die Vererbungsstruktur des Keimplasmas bildenden Materie bewirkt, sobald diese Gestaltungsmaschine aktivirt ist.

Die Energie zur Gestaltungsarbeit wird geliefert außer durch

Wärmezufuhr und eventuell durch Lichtzufuhr von der aufgespeicherten Nahrung (Nahrungsdotter) oder durch von außen aufgenommene festweiche, flüssige und gasförmige Nahrung; ein sehr erheblicher Theil dieses Materials wird zugleich als Baumaterial zur Bildung von Maschinentheilen verwendet, natürlich unter Mitwirkung der eigenen Energie der Lage der Massentheile bei der Strukturbildung.

Wir brauchen nicht zu denken, dass die bekannten physikalisch-chemischen Kräfte, wenn wir auch vom Speciellen ihrer Wirkung in den Organismen noch sehr wenig wissen, schon im Allgemeinen viel zu armselig, zu einfach seien, um all die mannigfaltige organische Struktur hervorbringen zu können. Diese wenigen Wirkungsweisen können durch quantitative Abstufungen und mannigfache Kombinationen unendliche Mannigfaltigkeit bewirken.

Welche unendliche Mannigfaltigkeit wird allein mit der Energie bewegter Massen durch ihre Umsetzung in Druckkräfte (z. B. Arbeit mittels des Hammers, der Presse etc.), in Zugkräfte (Arbeit mittels Winde und Zange etc.), scherende Kräfte (durch Feile) in allen Zweigen der Technik hervorgebracht? Alle Maschinen entstehen so zugleich unter Benutzung der Wärme, sei es zum Schmelzen der Metalle (für den Guss) oder zum Betrieb der Werkzeug- und anderen Arbeitsmaschinen.

Wer hier einwendet, dass die Mannigfaltigkeit in diesen Beispielen nur durch Hilfe des Geistes entsteht, dessen Blick lenken wir nochmals auf die Mannigfaltigkeit der anorganischen Natur in den Gebirgen, Thälern, Flüssen, Wolken, in der Struktur der Gesteine, Krystalle etc. zurück.

Diese anorganische gestaltliche Mannigfaltigkeit ist zwar (von den Krystallen abgesehen) atypisch (das heißt sie wiederholt nicht eine vorher gegebene Form); aber wenn vollkommen typische Ausgangswirkungen gegeben sind und nichts Atypisches zugeführt wird, dann müssen auch typische Produkte die Folge sein. Und dies ist eben in den Organismen durch die typische Struktur des Keimplasma, durch die Selbstdifferenzirung desselben und durch die Selbstregulationen, unter deren Hilfe die Entwickelung stattfindet und alterirende äußere Einwirkungen meist kompensirt werden, der Fall.

Den Inhalt der vorstehenden Ausführungen zusammenfassend, haben wir erkannt: einmal, dass alle der Materie zur Zeit zugeschriebenen Kräfte entweder Gestalt erhaltend oder neue Gestaltung producirend wirken, also gestaltende sind. Dies ist ja selbstverständlich, da alle diese Kräfte Bewegung produciren, dabei also die

Anordnung, somit die innere oder äußere Gestalt eines Systems ändern, also neue Gestalt produciren, so lange sie an der bewegenden Wirkung nicht durch Gegenkräfte gehindert sind. Werden sie dagegen gehindert, so erhalten sie eine Gestaltung, die anderen Falles sonst geändert würde (wie die Gestalt eines gespannten Bogens nach Durchschneidung seiner Sehne sich ändert).

Die typische *Vererbungsstruktur* des Keimplasma stellt die typisch gestaltete und nach ihrer Aktivirung gestaltend wirkende, neue Formen producirende Ausgangsmaschine des Individuums dar. Die organischen Gestaltungen sind in *erster Linie* als die Produkte der in der typischen *Vererbungsstruktur* des Keimplasmas gegebenen *typischen Kombinationen der Molekular- und Atomkräfte* desselben aufzufassen; sie bestimmen das Typische des Geschehens, die *Selbstdifferenzirung* des Eies und Embryos.

Zusammenfassend können wir sagen: die von außen zugeführte oder vorher aufgespeicherte festweiche, flüssige, resp. gasförmige Nahrung dient theils direkt als Baumaterial, indem sie von den typisch gestalteten Theilen aus verwendet wird (primäre Gestaltung); theils dient sie zur Produktion von Energien der Bewegung. Die daher stammenden oder die direkt von außen zugeführten *Energien der Bewegung* (Wärme, Licht, Elektricität, Massenbewegung) können in zweierlei Weise gestaltend wirken: einmal direkt (aber nur sekundär) gestaltend, indem sie die genannten primären Gestaltungen ändern, und indirekt, indem sie die gestaltende Maschine in Betrieb setzen und erhalten.

Übrigens ist bei allen gestaltlichen Ableitungen daran zu denken, dass nicht alles typische *große* Geschehen aus *vollkommen typischem* kleinsten Geschehen *integrirt* zu werden braucht; sondern dass das typische Großgeschehen als *Resultat* des mehr variablen und zwar nach verschiedenen, sich zum Theil aufhebenden Richtungen variablen kleinsten Geschehens möglich ist und dass es daher *konstanter* als letzteres sein kann und auch häufig ist. Es wird vielfach das kleine Geschehen rückwärts vom größeren regulirt werden (s. 1, Bd. I. pag. 220).

### Id. Zusammenfassung des ersten Abschnittes.

Blicken wir auf das Ergebnis des ganzen Abschnittes zurück, so sehen wir, dass Hertwig sich bezüglich der Causalität mit der *allgemeinsten Causalität* begnügt, mit der Ermittelung, dass die späteren Stadien der Ontogenese mit den früheren in einem

ursächlichen Zusammenhang stehen und dass Specialformen durch Biegung, Faltung, Abschnürungen und sichtbare Zellwanderungen aus den einfacheren Formen des Keimblattes hervorgehen.

Die sichere Ermittelung, welche einzelnen der vielen gleichzeitigen Änderungen eines früheren Stadiums mit den einzelnen Änderungen des späteren Stadiums in Causalzusammenhang stehen, fällt schon nicht mehr in den engen Rahmen der Aufgaben, die für ihn allein existiren; noch weniger strebt er danach, die Wirkungsweisen oder die ihnen zu supponirenden physikalisch-chemischen Kräfte zu ermitteln, welche diese gestaltlichen Änderungen hervorbringen. Er begnügt sich also mit der Erkenntnis einer sehr allgemeinen, aber im Einzelnen unbekannten Causalität, während wir nach Erkenntnis einer specialisirten, das einzelne Geschehen betreffenden Causalität streben. Er hält die Aufgabe der Morphologie mit der vollkommenen Beschreibung des Sichtbaren, des direkt wahrnehmbaren, formalen Geschehens und mit den aus ihm ableitbaren unbestimmten Folgerungen für beendet; und andererseits hält er die Erforschung des an sich Unsichtbaren wie auch des nur durch besondere Umstände für uns Unsichtbaren überhaupt nicht für möglich. Für uns dagegen ist dasjenige, was auf erstere »deskriptive« Weise ermittelt worden ist, das Fundament, auf welches wir den Hebel zu weiterem Eindringen in die Erkenntnis des Geschehens stützen wollen.

Gestaltende Kräfte giebt es für Hertwig überhaupt nicht. Nach ihm vermögen weder einzelne physikalische Kräfte noch Kombinationen solcher gestaltend zu wirken.

Manche Biologen übertragen jetzt philosophische Sätze ohne Prüfung ihrer Anwendbarkeit auf die biologische Forschung. Das geschieht seitens Hertwig's mit dem Satz, dass wir das eigentliche Wirken überhaupt nicht zu erkennen vermögen. Diese Auffassung bezieht sich aber auf das letzte, elementarste Wirken.

Der Satz wird von ihm in dem Sinne auf das biologische Geschehen angewandt, dass wir außer dem sichtbaren Geschehen überhaupt nichts zu erforschen vermöchten. Da wir als Biologen uns aber als Höchstes nur die Aufgabe gestellt haben, das biologische Geschehen womöglich ganz auf die im Bereiche des Anorganischen vorkommenden, bereits erkannten Wirkungsweisen zurückzuführen, so ist diese Übertragung des philosophischen Satzes durchaus unangebracht. Sofern es uns nicht gelingt, diese Aufgabe vollkommen zu lösen, so hat dies keine erkenntnis-theoretischen,

sondern rein praktische Gründe, die auf der Kleinheit und Komplikation des Geschehens sowie auf rein optischen Verhältnissen beruhen. Ein Anderes ist es, ob diese Formulirung unserer Aufgabe überhaupt das Organische ganz erschöpft.

Der specifische Theil unseres Programms beginnt daher gerade da, wo HERTWIG und seine Gesinnungsgenossen zufrieden aufhören, und wo HERTWIG Weiteres theils für nicht existirend, theils für principiell unerforschbar hält. Das ist der Grund, warum wir nach seiner Meinung kein besonderes Programm haben. Da er von dem besonderen Inhalt unseres Programms trotz der mehrfachen detaillirten Darstellung desselben nichts appercipirt hat, so meint er, wir erstrebten auch nichts Besonderes. Da schon lange nach der allgemeinen Causalität geforscht worden ist, wir aber nach einer speciellen, exakteren Causalität streben, welche für ihn nicht existirt, so meint er, wir erstreben nichts Neues. Die Entwickelungsmechaniker können dazu mit GOETHE sagen:

Schon gut, wir wollen es ergründen:
In Deinem Nichts hoff' ich das All zu finden.

HERTWIG genügt es ferner schon, dass LOTZE und viele andere Philosophen, sowie viele Naturforscher die Überzeugung ausgesprochen haben, dass alles organische Geschehen schließlich und allein auf physikalisch-chemischem Geschehen beruhe. Diese Überzeugung oder richtiger diese Hoffnung wird auch von mir getheilt. Aber von dem Aussprechen einer solchen Vermuthung bis zu ihrem Nachweise ist noch ein sehr weiter Weg, der wohl noch sehr viel Arbeit kosten wird, der aber einmal wirklich zurückgelegt werden muss. Die Überzeugung einiger bedeutender Philosophen und einer ganzen Generation von Forschern kann den wirklichen Nachweis nicht ersetzen.

HERTWIG fragt (pag. 10): »Wo sind denn die Forscher, welche sich bisher mit Entwickelungslehre beschäftigt haben, welche nicht von dem Satze ausgingen, dass, wie alle Naturprocesse, so auch die thierische Entwickelung allein dem Gesetze der Causalität unterliege, und dass die Forschung nach den Ursachen der Formbildung eine ihrer Hauptaufgaben ist?«

Wir fragen dagegen: Wie heißen denn die Forscher, die vordem unser Ziel: die Erforschung der ursächlichen Wirkungsweisen, deren Produkte die Formbildungen sind, verfolgt, also bewusster Weise ihm zugestrebt und eine Reihe von Untersuchungen mit geeigneter Methode zu diesem Zwecke angestellt haben; und wo

sind ihre Arbeiten und welches sind die Erkenntnisse, die sie uns dargebracht haben? WILHELM HIS hat wohl einen Theil unseres Programms bearbeitet, ja »verfolgt«; doch hat er sich allein der beschreibenden Forschung des normalen Geschehens bedient; darum zeigen seine causalen Ableitungen die oben dargelegte Unbestimmtheit.

Während des Suchens in dem letzten Decennium sind bereits in der Litteratur einige Arbeiten aufgefunden worden, welche causale Erkenntnis der von uns erstrebten Art gewähren; es sind aber nur vereinzelt dastehende Arbeiten, nicht bloß in der Litteratur, sondern auch in der Reihe der Arbeiten eines und desselben Autors[1]). Wahrscheinlich würde LUDWIG FICK, der Verfasser zweier schöner experimenteller Untersuchungen über die Ursachen der normalen Knochenformen unser Ziel »verfolgt« haben, wenn ihn der Tod nicht so früh dahingerafft hätte. In dem Abschnitt über die »besondere Methode der Entwickelungsmechanik« werden wir auf das hier bloß berührte Thema zurückkommen.

HERTWIG meint ferner, weil wir noch nicht wissen, was in Wirklichkeit unseren Vorstellungen von »Kräften« zu Grunde liegt, so sei unser auf die Ermittelung der die Entwickelung des Individuums vollziehenden Kräfte gerichtetes Ziel unklar und inhaltsleer.

Dieser Vorwurf kann wohl nur bedeuten, dass wir nach O. HERTWIG's Auffassung erst dann nach Erforschung irgend welcher Kräfte streben dürften, wenn wir das Wesen der vorläufig den Erscheinungen von uns untergelegten Kräfte selber schon vollkommen kennen. Woher aber sollen wir dies Wesen je kennen lernen, wenn wir es nicht zuvor zum Ziele unserer Forschung machen?

Trotzdem die Physiker heute noch nicht wissen, was Kraft »wirklich« ist, obgleich sie also seit Jahrhunderten »unklare Ziele« verfolgt haben, haben sie doch bei ihrem Bestreben, die Kräfte zu erforschen, bereits recht erfreuliche Resultate erreicht, und nicht wenig von den einzelnen Kraftformen und in letzter Zeit auch von dem ihnen Gemeinsamen erforscht.

---

[1]) Es wird mich freuen, wenn HERTWIG, durch diese Frage angeregt, alle jetzt versteckten und verlorenen causalanalytischen morphologischen Experimente aufsucht oder aufsuchen lässt und gesammelt uns vorlegt, denn ich bin leider sehr wenig historisch veranlagt. Herr B. SOLGER hatte bereits die Güte, zu ermitteln, wer im vorigen Jahrhundert einmal eine ähnliche Idee über die Knochenspongiosa im Unterschenkel des Pferdes ausgesprochen hat, wie ich in diesem Jahrhundert, wofür ich ihm sehr dankbar bin. Ich hoffe, dass er diese verdienstlichen litterarischen Forschungen fleißig fortsetzt.

Wir Biologen könnten überaus zufrieden sein, wenn wir nur je so weit kämen, die Vorgänge der individuellen Entwickelung durchaus auf solche »unklaren Kräfte« zurückzuführen. Es kann überhaupt nicht Aufgabe des Biologen als solchen sein, die physikalisch-chemischen Begriffe weiter zu analysiren als es seitens der Physiker und Chemiker geschehen ist.

Wenn wir einmal so weit sein werden, um auch nur die Hauptvorgänge der Ontogenese auf die Wirkungsweisen der jetzt bekannten Kraftformen zurückzuführen, werden die Physiker und Chemiker sicher schon außerordentlich viel weiter gelangt sein; und die zu jener fernen Zeit existirenden Kulturnationen können dann gleich von diesen weiteren Fortschritten Gebrauch machen.

Vorläufig aber können wir gleich den gegenwärtigen Physikern weiterhin mit dem herkömmlichen und bequemen Begriffe Kraft arbeiten und können danach streben, die Kräfte zu erkennen, welche an der Selbstgestaltung der Organismen betheiligt sind; dabei können wir den Vorwurf der Unklarheit seitens O. Hertwig's ruhig ertragen. Ich selber aber habe bereits seit Jahren in den Fällen, in denen es gut ausführbar ist und »wo es einfacher wirkt«, die Ausdrücke Wirkungsweisen und Wirkungsgrößen den Bezeichnungen: Kraftformen, Kraftgrößen und Naturgesetze vorgezogen und so die Erforschung der »gestaltenden Wirkungsweisen« als das Ziel der »allgemeinen« Entwickelungsmechanik hingestellt.

Hertwig verkennt ferner bei seinem Vorwurf der unklaren Ziele, dass »Forschungen« immer »unklare« Ziele haben, da die Forschung nicht auf Bekanntes, sondern auf Unbekanntes gerichtet ist. Wenn das Ziel schon ganz »klar« wäre, brauchten wir es nicht erst zu erforschen.

Wer dagegen beabsichtigt, Bekanntes gut darzustellen, der kann und muss ein »klares Ziel« haben.

Beim Forschen haben wir bloß eine bestimmte Erscheinung oder einen Komplex von Erscheinungen vor Augen, die, resp. den wir ergründen wollen. Zu welchem Resultat jedoch diese Forschung führen wird, wissen wir vorher nicht; und wir kommen dabei sogar oft auf einen ganz anderen Weg, als wir vorher gedacht oder auch nur vermuthet haben. Wie haben sich unsere Auffassungen der Forschungsziele: was ist Elektricität, was ist Licht, Tuberkulose, Diphtherie, Nervus sympathicus, im Laufe der Forschung verändert?

Sicher bekannt ist dem Forscher bloß die nächste Aufgabe, die er sich gestellt hat; wohin ihre Verfolgung ihn führen wird, ist

unklar. Darin liegt nicht, wie HERTWIG meint, ein Vorwurf, sondern etwas Selbstverständliches. Je klarer schon das Endziel ist, um so weniger ist noch zu erforschen.

So sei denn unser von HERTWIG gar nicht erkanntes, ja trotz unserer vielfachen speciellen Darstellungen von ihm nicht einmal geahntes neues Ziel nochmals dargestellt: als Fortsetzung der durch die deskriptive Erforschung der normalen Gestaltungsvorgänge gewonnenen allgemeinsten, das heißt in Bezug auf das Besondere der Wirkungsweisen und ihrer Lokalisation sehr unbestimmten, ja meist überaus defekten causalen Erkenntnis, welche uns zudem die Vorgänge bloß in formaler Hinsicht: als zusammenhängende sichtbare Gestaltänderungen beschreibt oder sie gar bloß aus lückenhaften Stadienreihen durch Interpolation integrirt, soll in Zukunft allmählich eine exakte causale Kenntnis treten, das heißt, eine die qualitativ einfachen Wirkungsweisen und deren Lokalisation, Wirkungszeit und -Größe genau bestimmende Kenntnis; also die Zurückführung jeder neuen Form und Struktur nicht mehr wie bisher nur auf eine Reihe von Formwandlungen, sondern auf möglichst einfache Wirkungsweisen.

Hier taucht der causal-analytische Begriff der Einfachheit wieder auf, den HERTWIG, wie wir sahen, fälschlich als einen rein deskriptiven auffasste, indem er ihn auf die Einfachheit der Beschreibung als solcher bezog, statt auf die Analyse bis auf die einfachsten und daher allgemeinsten Komponenten und auf die in Folge dessen »einfachste«, das heißt, das »Wesen« des Geschehens darstellende Beschreibung.

### Ic. Anhang: Deskriptive und causale Forschung.

Nach der so gewonnenen Einsicht sind wir nun im Stande, die Frage HERTWIG's zu beantworten: »Was ist deskriptive, was causale Forschung, was sind deskriptive, was causale Forscher?«

Da die deskriptive Forschung auch causale Erkenntnis gewähren kann, so ist HERTWIG, wie er sagt, nicht im Stande, diese Frage selber zu beantworten, was uns nicht mehr wundern kann, da wir ihn vorher schon einmal über das alte Problem des »Kahlkopfes« fallen sahen.

Ich denke, die Benennung wird auch hier, wie so oft, wo eine fließende, also keine scharfe Grenze, sondern ein allmählicher Übergang zwischen zwei verschiedenen Sachen vorhanden ist, unter Anwendung des Principes: a potiori fit denominatio, gegeben.

Danach ist ein deskriptiver Forscher ein solcher, der ausschließlich oder fast ausschließlich deskriptiv forscht; ein causaler, wer dies überwiegend in causaler Weise thut; dem entsprechend ist deskriptive Forschung solche Forschung, die überwiegend deskriptive Kenntnis, causale Forschung ist eine solche, die überwiegend ursächliche Kenntnis gewährt.

Danach ist nun noch zu erörtern, was hier »deskriptiv«, also »beschreibend« bedeuten soll, denn wir haben ja gesehen, dass jede Kenntnis und Erkenntnis »beschrieben« werden, beschreibend dargestellt werden kann und muss.

»Deskriptive Anatomie« ist ein historischer Begriff, dessen wirkliche Geschichte durch besonderes Studium ermittelt werden muss. Ich gebe daher hier nur meine subjektive Auffassung.

Was man in jedem Einzelfall direkt sehen und also zunächst und sogleich beschreiben kann, ist die sichtbare Form und die sichtbare Bewegung, also die Formänderung. Die Beschreibung dieser ist also wohl die ursprüngliche, die primäre; darauf ist daher der Name deskriptiv jedenfalls zuerst angewandt worden und desshalb daran haften geblieben, also an der Beschreibung des Sichtbaren. Dagegen müssen die ursächlichen Wirkungsweisen dieser Formänderungen auf ganz andere Weise »ermittelt« werden; sie können nur nach umständlichen vergleichenden oder nach besonderen experimentellen Forschungen erschlossen werden; erst dann, und in dem Maße als dies geschehen ist, können sie auch beschrieben werden; das ist also eine sehr sekundäre Beschreibung.

Aber schon vor dieser erst in letzter Zeit in der Biologie aktuell gewordenen Art der Beschreibung, der Beschreibung der Wirkungen als Folge von Wirkungsweisen, wurde der deskriptiven Anatomie eine andere gegenübergestellt, die vergleichende Anatomie. Bei ihrem Auftreten als besondere Disciplin musste sie das Bestreben haben, um sich in ihrer Eigenart zu kennzeichnen und so sich besser zur Geltung zu bringen, sich einen eigenen Namen beizulegen; wie dies jetzt aus dem gleichen Grunde die direkte causale Forschung gethan hat. Der Name »vergleichende Anatomie« ist nach der besonderen Forschungsmethode gegeben worden. Als Gegensatz oder auch nur zur Unterscheidung von der »deskriptiven« Anatomie ist er aber in so fern nicht richtig, als die vergleichende Anatomie ihrem Wesen nach selber beschreibend vorgeht; sie beschreibt gleichfalls, was sie an den normalen Organismen direkt sieht. Nur hält sie sich nicht an die einzelne Art von Lebewesen,

wie die sogenannte deskriptive Forschung, sondern vergleicht unter verschiedenen Arten. Wir kommen daher nochmals zum Begriff des Deskriptiven zurück.

Es wird historischer Weise noch ein besonderer Gebrauch von dem Namen der deskriptiven Anatomie gemacht. Amtlich versteht man bekanntlich in Deutschland und Österreich darunter unzutreffender Weise nur die systematische Anatomie, die Schilderung der Körpertheile nach den einheitlichen Systemen, und unterscheidet sie so von der topographischen Anatomie, von der Anatomie der Lage der Theile zu einander und im Ganzen; das geschieht, obgleich diese Anatomie ebenfalls oder eigentlich noch mehr rein deskriptive, bloß das Gesehene beschreibende Lehre ist, ohne dass dabei etwas Besonderes zu denken ist, sofern sie nicht, wie es aber meist geschieht, zugleich als angewandte Anatomie behandelt wird, die auf specielle chirurgische und sonstige praktische Bedürfnisse und Erfahrungen Rücksicht nimmt.

Ich glaube also: unter »deskriptiv« versteht man bloße Beschreibung des direkt Wahrgenommenen oder direkt Wahrnehmbaren, und zwar zunächst des Einzelfalles. Eine etwas höhere Art der deskriptiven Thätigkeit wird entfaltet, wenn von mehreren gleichartigen Objekten, z. B. von mehreren erwachsenen Menschen, das Gemeinsame und damit das Wesentliche aus dem vielen Zufälligen speciell herausgenommen und dargestellt wird. Die »deskriptive Anatomie« besteht dem entsprechend (von den »Variationen« abgesehen) in der Beschreibung des Wesentlichen, der fertigen, normalen (also für die betreffende Species »typischen«) Gestaltungen. Eine noch »höhere« Art der Beschreibung, um diesen nach Hertwig freilich für die andere Art »beleidigenden« Ausdruck zu gebrauchen, ist die Darstellung des Gemeinsamen und des Unterscheidenden, und die darauf gegründete Heraushebung des im eben erörterten Sinne Wesentlichen derselben Organe verschiedener Lebewesen, z. B. die Schilderung der wesentlichen Eigenschaften von allen Säugethier- oder allen Wirbelthierherzen, wie sie die vergleichende Anatomie erstrebt. Auf fast dieselbe Stufe gehört auch die Schilderung des Wesentlichen, Gemeinsamen und Unterscheidenden verschiedener Entwickelungsstufen desselben Organs eines Thieres, wie sie die sogenannte »deskriptive Entwickelungsgeschichte«, die ja eben auch schon vergleicht, bei guter Ausführung darbietet. Die »deskriptive Entwickelungsgeschichte« besteht daher (von den »Variationen« abgesehen) in der Beschreibung

des Wesentlichen der normalen (also für die betreffende Species »typischen«) Gestalt- und Strukturänderungen der sich entwickelnden Organismen. Noch höher steht dann weiter die Vergleichung der Entwickelungsstadien desselben Organs bei verschiedenen Thieren, die als vergleichende Entwickelungsgeschichte κατ' ἐξοχήν bezeichnet wird.

Sehr häufig freilich kann auch die sogenannte deskriptive Entwickelungsgeschichte sich nicht mit dem einfachen Zusehen und mit der Darstellung des Geschehenen begnügen, da sich die im Inneren stattfindenden formalen Vorgänge der direkten Beobachtung entziehen. Es müssen also einzelne Stadien konservirt und mikrotomirt werden etc.; dann muss aus den gewonnenen Bildern durch Vergleichung der sichtbaren Befunde die wesentliche Verschiedenheit der Stadien ermittelt und der formale Umbildungsvorgang, durch den diese Änderungen hervorgebracht worden sind, durch Denken zu ermitteln gesucht, also der Beobachtung untergelegt werden. Dabei werden dann natürlich oft sehr verschiedene Auffassungen geäußert, und es ist äußerst schwierig, allmählich die richtige Auffassung als solche zu erweisen.

Es sei nur an die Lehre von der formalen Entstehungsweise des mittleren Keimblattes, sowie an die Spermatogenese erinnert. Auch hierbei muss, wie bei jeder Forschung, oft der — sit venia verbo — naturwissenschaftliche Instinkt: die zur Zeit noch nicht zu beweisende subjektive Auffassung vorläufig aushelfen.

Aber das eigentliche Ziel ist hier wieder die Ermittelung der Vorgänge bloß als Änderungen oder Bewegungen geformter Theile, nicht die Ermittelung der Wirkungsweisen. Wenn diese Art der Forschung aber ihr Ziel auf causale Verhältnisse richtet und sich dabei nicht bloß auf ursächliche Zusammenhänge allgemeinster Art beschränkt, so überschreitet sie die in ihr selber gelegenen Grenzen zuverlässiger Arbeit.

Selbst die reine Beschreibung des Einzelfalles bedarf allbekannter Weise schon häufig der Unterstellung und Interpolation, der Ergänzung durch Schließen, sofern sie nach Vollständigkeit der Beschreibung strebt; denn auch ihr wird die Vollständigkeit der Beobachtung häufig unmöglich gemacht. Da sich oft feine Theile, z. B. Nervenfasern, der Wahrnehmung entziehen und selbst die besten Färbungen uns im Stiche lassen, so muss zeitweise das nicht Sichtbare zunächst nach Analogien erschlossen werden.

Die im Sinne der obigen Definitionen vergleichenden Wissen-

schaften des normalen Geschehens dagegen gewähren schon erhebliche causale Kenntnis, aus Gründen, die im Abschnitt über Methodik erörtert werden.

Die rein deskriptive Untersuchung des fertigen Einzelfalles gewährt für sich keine causale Kenntnis; denn daraus, dass immer dasselbe gebildet wird, kann nicht auf die Art seiner bildenden Ursache, sondern nur auf eine Konstanz der ursächlichen Verhältnisse geschlossen werden. Erst wenn Änderung eintritt und immer zwei Änderungen zugleich auftreten, können wir schließen, dass sie in causalem Zusammenhang stehen. Erst großen Reihen solcher Beobachtungen kommt diese Wirkung zu, wobei dann immer schon Vergleichung zur Beschreibung hinzutritt.

Aber auch bei der Vergleichung des »normalen« Geschehens ist die causale Ausbeute, wie wir früher sahen, im Verhältnisse zur deskriptiven Leistung noch relativ gering; und die Schlüsse auf die ursächlichen Wirkungsweisen sind in Bezug auf die Qualität, Lokalisation, Zeit und Größe dieser Wirkungsweisen sehr unbestimmte.

Anders ist es nun bei der von uns als direkte oder exakte causale Forschung bezeichneten Richtung, deren Hilfsmittel das causalmorphologische, insbesondere das analytische Experiment ist, über welches im zweiten Abschnitt ausführlich gehandelt wird. Hier gestattet nicht selten ein einziges, mehrmals mit demselben Erfolg wiederholtes, richtig angestelltes und gut gelungenes Experiment einen sicheren Schluss auf ursächliche Beziehungen bestimmter Theile und zwar auf Wirkungsweisen, die wir auf Grund auch der sorgfältigsten deskriptiven und vergleichenden Beobachtung des normalen Geschehens nie erfahren haben würden. Ich erinnere an die Ermittelung, dass die Richtung der Medianebene des Froschembryo im Ei durch den künstlich bestimmbaren Befruchtungsmeridian bestimmt werden kann, dass es von der Gestalt und Anordnung des Dotters einer isolirten der beiden ersten Furchungszellen abhängt, ob ein halber oder ganzer Embryo aus dieser einzelnen Zelle entsteht.

Die weitere Begründung dieser Sachlage wird in dem Abschnitt über die Methodik erfolgen.

Wir können nun auch eine weitere Frage Hertwig's, die er wieder nicht selber lösen konnte, beantworten, die Frage: Wie steht die Entwickelungsgeschichte zur Entwickelungsmechanik?

Entwickelungsgeschichte bezeichnet, das Wort in seiner vollen Bedeutung genommen, die vollständige Lehre vom Entwickelungsgeschehen; sie ist somit der allgemeinere, umfassendere Begriff als Entwickelungsmechanik, sofern wir letztere, um ihr Specifisches hervorzuheben, allein als die causale Entwickelungslehre bezeichnen, wobei wir aber von meiner ersten Definition abweichen, welche auch die Beschreibung aller Bewegungen als solcher mit umfasste (s. o. pag. 6). Nur ist dabei die Hauptsache nicht zu übersehen, dass die »Entwickelungsgeschichte« »historischer« Weise bisher den »engeren« Begriff darstellte, da sie nicht voll genommen, nicht als die vollständige Lehre alles Entwickelungsgeschehens,* sondern bloß als die vollständige Lehre vom Sichtbaren des normalen Entwickelungsgeschehens, als die Lehre von den äußeren und inneren Formwandlungen aufgefasst worden ist.

Doch ist dem früher Gesagten noch beizufügen, dass auch die deskriptive entwickelungsgeschichtliche Forschung, in ihrer neueren feineren Art der Untersuchung zum Theil schon eine wichtige Frage beantworten hilft, die von uns als eine nächste Vorfrage der causalen Forschung bezeichnet worden ist: nämlich die Frage nach genauerer Lokalisation der Ursachen. Sie thut dies, in so fern sie z. B. die Keimbahnen während der Ontogenese möglichst genau verfolgt, oder bei Formbildungen, welche unter lokalem Wachsthum stattfinden, indem sie durch Beobachtung der Kerntheilungsstadien festzustellen sucht, an welchen Stellen dabei die Zelltheilungen vor sich gehen, also welche Stellen die aktiven (NB. aber nur in Bezug auf Zelltheilung die aktiven) sind. Dabei kann freilich die Formbildung außerdem zugleich durch Zellenzuwanderung oder -Fortwanderung sowie durch Änderung der Zellgestalten bedingt sein. Immerhin gewährt uns hier die deskriptive Forschung wieder eine wichtige Hilfe, wesshalb wir solche, die unmittelbaren Vorfragen der »qualitativen« causalen Forschung behandelnde Untersuchungen gern in das Archiv für Entwickelungsmechanik aufnehmen.

In der Einleitung dieses Archivs habe ich diese ganze Sachlage und den Nutzen der anderen biologischen Disciplinen für die Entwickelungsmechanik auf pag. 24—36, also ziemlich ausführlich behandelt. Hertwig hat daraus nur eine minimale Auslese getroffen, sagt aber gleichwohl, ich hätte die anderen Disciplinen als inferior zurückgewiesen.

Im Gegensatz zu dieser Unterstellung wurde diese Einleitung

mit der Ausführung geschlossen (2, pag. 38), dass die Entwickelungsmechanik nur in »steter Symbiose« mit »allen« anderen biologischen Disciplinen in dauernd Erfolg versprechender Weise gepflegt werden kann.

O. BÜTSCHLI hat jüngst (3, pag. 13) in Erinnerung gebracht, dass er bereits im Jahre 1876 auf die causale Unvollständigkeit der allein auf die vergleichende Anatomie gegründeten »Morphologie« (11) hingewiesen hat, wobei er zugleich die von uns als direkte bezeichnete causale Forschung postulirte. Der Autor sagt: »Diese Morphologie begreift nur eine Seite des gesammten Wesens organischer Gestalten, da diese auch einzeln für sich, aus den gegebenen Grundlagen und Bedingungen ihres Hervorgehens sich erklären lassen müssen. Nur diese Auffassung der Morphologie der organischen Wesen, jetzt noch ein nebelhafter Traum der fernsten Zukunft, würde das leisten können, was sich die heutige Morphologie meiner Ansicht nach mit Unrecht zuschreibt: nämlich die causale mechanische Erklärung der organischen Gestalten. Denn wenn auch gezeigt worden wäre, dass eine organische Form sich aus einer anderen herleitet, und wenn selbst, was heute kaum in einem Falle möglich gewesen ist, die Bedingungen des Eintretens dieser Umwandlungen dargelegt worden wären, so würde dennoch nur das Material gegeben sein, an welchem eine causal-mechanische Erklärung sich künftig zu versuchen hätte; gerade wie Jemand, der, ohne Kenntnis der Einrichtung und der wirksamen Kräfte in einer abgefeuerten Kanone, durch vielfache Beobachtung zu der sicheren Überzeugung gelangt wäre, dass die Thätigkeit des Kanoniers die Ursache des Hervorschießens des Geschosses sei, nun auch damit eine causal-mechanische Erklärung der wirklichen Entstehung der Geschossbewegung gefunden zu haben glaubte.«

HERTWIG stellt mir schließlich die Aufgabe, anzugeben: »welchen Bestandtheilen der vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte nun die Ehre der Aufnahme im Archiv für Entwickelungsmechanik zu Theil werden soll«.

Die bezügliche Ausführung am Schlusse der Einleitung des Archivs scheint ihn also nicht befriedigt zu haben. Andere Autoren dagegen haben mich gerade unter Bezugnahme auf diese Stelle dazu beglückwünscht, dass es mir gelungen sei, das Gebiet der Entwickelungsmechanik so gut abzugrenzen. Ich erlaube mir daher zur

Ergänzung diese Stelle hier noch zu reproduciren, ohne eine weitere Hinzufügung für nöthig zu halten. Sie lautet (2, pag. 36):

»Wie die Entwickelungsmechanik sich aller Methoden, welche ursächliche Erkenntnis gewähren, und aller biologischen Disciplinen für ihre Zwecke bedient, so umfasst auch ihr Forschungsgebiet alle Lebewesen von den niedersten Protisten bis zu den höchsten thierischen und pflanzlichen Organismen.

»Demgemäß wird dieses Archiv ursächliche Abhandlungen aus allen biologischen Disciplinen aufnehmen. Da dasselbe jedoch nicht beabsichtigt, den Fachzeitschriften dieser anderen Richtungen auf ihrem speciellen Gebiete Konkurrenz zu machen, so werden bloß solche Arbeiten dieser Richtung aufzunehmen sein, welche ‚direkt' ein causales Ziel verfolgen (handele es sich um die Örtlichkeit, Zeitlichkeit, Größe oder Qualität der Ursache) und welche diesem Zwecke entsprechend ihr Forschungsmaterial gesammelt und bearbeitet haben.

»Deskriptive Arbeiten dagegen, welchen bloß gelegentlich einige causale Vermuthungen eingefügt sind, ohne dass versucht wird, durch Vergleichung von entsprechend verschiedenen Thatsachen diese Annahmen zu stützen, fallen daher nicht in den Rahmen dieses Archivs.

»Vergleichend anatomische Abhandlungen, welche die Gestalten der behandelten Objekte ausschließlich auf die Faktoren der Variation und Vererbung zurückführen, ohne nach der weiteren Analyse dieser komplexen Komponenten zu streben, liegen gleichfalls außerhalb des Gebietes unseres Archivs, da diese erstere Analyse ebenso wie der Nachweis der Abstammung das eigenste Forschungsgebiet der vergleichenden Anatomie darstellt.«

## II. Die Methoden der Entwickelungsmechanik.

Da auch über die Methodik der Entwickelungsmechanik Zweifel und irrthümliche Auffassungen entstanden und geäußert worden sind, so wollen wir uns auch mit dieser hier nochmals befassen.

Es sei zunächst das Wesentlichste meiner früheren Darstellungen reproducirt; dabei sollen auch hier wieder, wie im ersten Abschnitt, die von HERTWIG verwendeten Theile unserer Äußerungen *kursiv*, die zu ihrer Ergänzung nöthigen Theile gesperrt gedruckt werden, so dass der Leser gleich bei der ersten Lektüre erkennen kann, welche Art von Auslese seitens dieses Autors getroffen worden ist. Diese Art der Vorführung gestattet, die spätere Besprechung durch Hinweise sehr zu kürzen.

### IIa. Meine früheren Darlegungen über die causalen Forschungsmethoden der Morphologie der Organismen.

Die älteste meiner von HERTWIG herangezogenen Äußerungen über die für die Entwickelungsmechanik nöthige Methodik findet sich in einem kleinen Referate vom Jahre 1883 über die reichen causalen Ergebnisse, welche WILHELM MÜLLER (9) in seiner Untersuchung der Massenverhältnisse des menschlichen Herzens bei normalen und pathologischen Zuständen des Körpers gewonnen hatte.

Es ward bei dieser Gelegenheit in der Hauptsache (also von Nebensächlichem abgesehen) richtig Folgendes ausgeführt (1, Bd. II. pag. 21—23):

»Die menschliche Anatomie ist gegenwärtig gerade so weit gefördert, um ihrem Vertreter zu gestatten, gestützt auf das vorliegende reiche deskriptive Kenntnismaterial dieser am besten gekannten

Species, von höheren Gesichtspunkten aus die Untersuchung des Menschen mit Aussicht auf eine reiche Ernte noch einmal von Grund aus beginnen zu können. Nach annähernder Erschöpfung der rein deskriptiven Methode, ferner des bisher nur innerhalb eines beschränkten Aussichtskreises verwertheten physiologischen Gesichtspunktes und nach einem Überblick vom vergleichenden Standpunkte aus sind wir wohl genügend mit Vorkenntnissen ausgerüstet, um mit einiger Aussicht auf Erfolg nach dem alle anderen überschauenden causalen Gesichtspunkte emporzustreben, von welchem aus nicht bloß mannigfache neue Thatsachen zu erkennen sein werden, welche von den anderen Gesichtspunkten aus nicht wahrnehmbar waren, sondern von welchem aus auch noch ein Einblick in das ‚wirkliche‘ morphogenetische Geschehen an sich, in das Zusammenwirken der die normalen Formen gestaltenden Kräfte gewonnen werden kann.

»Die Ausübung dieser causalen Forschung ist keineswegs an eine Vervollkommnung der ‚technischen‘ Methodik gebunden. Im Gegentheil, manche der älteren Methoden wird dabei wieder zu Ehren kommen, und die gegenwärtig das allgemeine Interesse beherrschende Farbenschale in Verbindung mit dem Mikrotom sinken zu Hilfsmitteln neben vielen anderen herab; sie stehen gleichwerthig neben Pincette und Skalpell, neben Schere und Schraubstock, neben Wage und Maßstab; und zu diesen werden sich noch Volumenometer und Aräometer, Goniometer und Planimeter, Glühtiegel und Bürette und andere Instrumente aus den Laboratorien des Physikers und Chemikers zu gesellen haben. *Die »Universalmethode« des causalen Anatomen wird ebenso wenig die Anwendung des Messers wie des Farbstoffes oder des Maßes, sondern einzig die Geistesanatomie, das analytische, causale Denken sein.*

»Das Thema der vorliegenden Arbeit (W. MÜLLER's) ist eines der häufigst bearbeiteten; und kaum wohl hätte man erwartet, durch eine erneute Untersuchung viel Neues zu erfahren. Da außer dem Sujet auch die technische Methode der Untersuchung nicht von den früher verwandten Methoden abweicht, so muss die Gewinnung der neuen Resultate von dem, was der Autor von sich aus hinzu thun kann, abhängig gewesen sein. Dies ist in der That der Fall. Unermüdlicher, jahrelang auf dasselbe Thema verwandter Fleiß, kritische Schärfe in der Wahl und Verwerthung des Materials sowie in der Erörterung der Ergebnisse, besonders aber eine dem Beginne der Arbeit vorausgehende, bis in die letzten bekannten (oder

zu vermuthenden) Komponenten fortgesetzte Analyse sind die Faktoren, welchen wir die Bereicherung unseres Wissens durch die vorliegende Arbeit zu danken haben.«

Von diesem *causalen analytischen Denken* wird dann in der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwickelungsmechanik (im Jahre 1885) gesagt (1, Bd. II. pag. 14):

»*Dieses aber muss nothwendig einer solchen Arbeit vorausgehen*, wenn sie nicht auf Abwege führen und nach der Ausbeutung eines vielleicht zufällig gemachten Fundes stehen bleiben, sondern stetig weiter führen soll. Nachdem ich mich dieser analytischen Arbeit unterzogen habe, liegt eine gewisse Versuchung darin, die theoretischen Ergebnisse derselben schon jetzt mitzutheilen; und ich würde ihr vielleicht nachgeben, wenn ich nicht wüsste, dass der Mehrzahl der Fachgenossen weniger an der Erkenntnis selber, als bloß an den mit ihrer Hilfe gewonnenen neuen konkreten Kenntnissen gelegen ist. Daher werde ich mich begnügen, den Leser successive, mit den greifbaren Früchten zugleich, von den Ergebnissen der Analyse zu unterrichten.

»Diese letztere zeigte viele causale Fragen auf, welche der experimentellen Methode schon jetzt zugänglich sind. Fast alle aber führten im Weiterverfolgen zu einer und derselben großen **Vorfrage**, zu einer Alternative, von welcher aus die causale Auffassung fast aller Bildungsvorgänge in zwei wesentlich verschiedene Bahnen gelenkt wird. Dies ist die Frage: Ist die Entwickelung des ganzen befruchteten Eies resp. einzelner Theile desselben ‚**Selbstdifferenzirung**' dieser Gebilde resp. Theile oder das Produkt von ‚Wechselwirkungen mit ihrer Umgebung, also **abhängige Differenzirung**'? Eventuell, welches ist der Antheil jeder dieser beiden Differenzirungsarten in jeder Entwickelungsphase des ganzen Eies und seiner einzelnen Theile?

»In der Beantwortung dieser Frage liegt meiner Einsicht nach der Schlüssel zur causalen Erkenntnis der embryonalen Entwickelung.«

Unter Selbstdifferenzirung eines (abgegrenzten oder abgegrenzt gedachten) sich verändernden Theiles ist zu verstehen eine Veränderung, welche ihrer specifischen Art nach rein durch Kräfte oder Wirkungen bestimmt und bewirkt wird, die in dem veränderten Theile selber liegen resp. stattfinden. Wenn dagegen äußeren Einwirkungen auf einen Theil ein wesentlicher, die specifische Art seiner Veränderung bestimmender, also nicht bloß

die Veränderung »auslösender« Antheil zukommt, so wird diese Veränderung als »abhängige Differenzirung« des Theiles bezeichnet.

»Bezüglich ,bestimmter Theile' des Eies oder des Embryos können wir also fragen, ob ihre Entwickelung Selbstdifferenzirung oder abhängige Differenzirung ist. Statt aber so die Gebiete von vorn herein willkürlich räumlich zu umgrenzen und nach der inneren oder äußeren Lage ihrer Differenzirungsursachen zu forschen, können wir auch umgekehrt (NB. in Gedanken) die Systeme ,ursächlich' abgrenzen, derart, dass jedes System alle zu einem Differenzirungsvorgange beitragenden Ursachen umfasst; danach fällt die obige Alternative aus und die Aufgabe wird: die Gewinnung der Topographie der zusammenwirkenden Differenzirungsursachen für jeden einzelnen Entwickelungsvorgang. Aus dem Vergleiche dieser Topographie der Ursachen mit der Topographie des von ihnen geschaffenen Differenzirungsproduktes würde dann die obige Alternative von selber ihre Lösung finden.

»Jeder Forscher, der sich eingehend mit Entwickelungsmechanik befassen wird, wird finden, dass er bei der causalen Beurtheilung jedes sichtbaren Entwickelungsgeschehens immer wieder zunächst auf diese Frage stößt; und keine specielle Untersuchung, welche wir auf diesem Gebiete vornehmen können, kann uns wirklichen causalen Aufschluss geben, wenn sie nicht wenigstens bis zur Lösung dieser Frage in Bezug auf den untersuchten Vorgang fortgeführt worden ist. Wenn aber im Laufe der nächsten Jahre durch Lösung einer größeren Anzahl derartiger Einzelfragen der Wirkungsumfang jedes dieser beiden Principien annähernd festgestellt ist, dann werden wir schon tief eingedrungen sein in den jetzt noch geschlossen vor uns liegenden Komplex unbekannter, eng unter einander verketteter Probleme (1, Bd. II. pag. 16).

»Schließlich aber können Selbstdifferenzirung und abhängige Differenzirung der Theile und damit Evolution und Epigenesis sich wie im organischen Geschehen in mannigfachem Zusammenwirken kombiniren [eine Art des Geschehens, welche ich als ,gemischte Differenzirung', differentiatio mixta, bezeichnen will]; und es wird dann unsere Aufgabe sein, bei der Deutung unserer Beobachtungen doppelte Vorsicht und doppelten Scharfsinn aufzuweisen, um die Antheile jedes beider Principien richtig von einander zu sondern (1, Bd. II. pag. 20).

»Es ist wohl nicht nöthig, nochmals hervorzuheben, dass jede

Differenzirung, an sich betrachtet, das Prodnkt von Wechselwirkung ist; und dass es uns bei der Unterscheidung von selbständiger und abhängiger Differenzirung immer nur darauf ankommt, zu ermitteln, ob die specifischen Ursachen einer Veränderung in dem Bezirke der wahrnehmbaren Veränderung selber oder außerhalb desselben gelegen ist.« (1, Bd. II. pag. 254.)

In dem zur Orientirung über die Natur der vorliegenden Probleme dienenden ersten Beitrag (vom Jahre 1885) wird unter Anderem die Frage aufgeworfen und experimentell behandelt (1, Bd. II. pag. 187): »ob der Embryo vielleicht in den frühesten Phasen ein aus der Lagerung aller Theile zu einander resultirendes, auf geheimnisvolle Weise vermitteltes ‚formales‘ Gesammtleben führe, so dass die Lebensfähigkeit des Embryos aus der ‚typischen‘ Gesammtanordnung ‚aller‘ Theile resultire, und dass daher in diesem Stadium der Form an sich eine wesentliche funktionelle Bedeutung zukomme«. Die Möglichkeit dieser Art Leben wird im selben Beitrag wie noch nebenbei in späteren Abhandlungen experimentell sehr eingeschränkt. Immerhin haben die Versuche der letzten Jahre gezeigt, dass diese Möglichkeit für die zwei und vier ersten Furchungszellen in Bezug auf die gestaltlichen Leistungen größtentheils zutrifft. Es scheint mir nicht überflüssig, die Begründung, eigentlich die »Entschuldigung«, die ich damals für nöthig hielt, hier zu reproduciren; sie lautet (pag. 188):

»Ich bin überzeugt, dass manchem meiner Leser diese Vorstellung ebenso mystisch wie von vorn herein unwahrscheinlich erscheinen wird. Indess, wenn man vor einem geschlossenen Komplex unbekannter Probleme steht, ist es schwer zu sagen, was wahrscheinlich, was unwahrscheinlich ist. Es ist nicht ohne Prüfung von vorn herein zurückzuweisen, dass in der Komplikation der Verhältnisse während der embryonalen Entwickelung, wo wir Leistungen vor sich gehen sehen, die sonst in ähnlicher Weise in der Natur nicht vorkommen und von uns leider auch nicht künstlich nachgemacht werden können, dass da auch besondere Arten von Energien entstehen, für welche außerhalb dieser Processe und auch selbst in dem späteren ‚funktionellen Leben‘ des Individuums, außer bei der Regeneration, keine Gelegenheit mehr gegeben ist; Energien, welche ebenso sehr in ihren Wirkungen von den uns zur Zeit bekannten Arten der Energie verschieden sind, wie es die Elektricität von den übrigen Energien ist; und die Elektricität ist lange genug unbekannt geblieben, obgleich ihre Erzeugungsbedingungen relativ einfache sind.

»Wer nicht blind das, was als höchstes Resultat unserer Untersuchungen erst gewonnen werden muss, in Form der allerdings sehr gebräuchlichen petitio principii als selbstverständlich und keines Beweises bedürftig von vorn herein annimmt, der wird sich bei den causalen Untersuchungen der embryonalen Entwickelung immer unsere Eventualität vor Augen zu halten und sich zu fragen haben, ob die von ihm beobachteten Vorgänge sich unter die Leistungen bekannter Kraftformen subsummiren lassen, oder ob sie zur Annahme **besonderer ,Wirkungsweisen'**, wie differenzirender Fernwirkungen u. dgl., und damit zur Annahme besonderer Energien nöthigen.

»Da es uns überhaupt nicht um Wahrscheinlichkeit, sondern um dereinstige Gewissheit zu thun ist, ist es gut, das Gebiet der ,Möglichkeiten' möglichst in Gedanken zu erschöpfen, um so die Augen für alle eventuellen Vorkommnisse zu öffnen. Denn bekanntlich ist es mit dem Sehen wie mit dem Hören: Es nimmt auch mit den Augen Jeder bloß das wahr, was er versteht und wie er es versteht.« (s. 1, Bd. II. pag. 188.)

Diese Stelle ist von meinem Herrn Gegner sehr falsch gedeutet worden (siehe unten pag. 290).

Auf diese Citate aus dem ersten Beitrag zur Entwickelungsmechanik mögen nun einige Theile aus der schon im ersten Abschnitt erwähnten Rede: Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft (vom Jahre 1889) folgen (s. 1, Bd. II. pag. 30—32):

»Auf welchem Wege sollen wir nun die Kenntnis der Ursachen der Entwickelungsvorgänge gewinnen?

»Zunächst wurde auch zur Lösung dieser Aufgabe der Weg der einfachen, aber möglichst genauen Beobachtung des ,normalen' Geschehens eingeschlagen, und mit Hilfe des inductiven und deduktiven Schließens wurde aus dem Beobachteten mancher ursächliche Zusammenhang abgeleitet. Balfour, Ed. v. Beneden, V. v. Ebner. Waldeyer, Weismann, Rauber, Kleinenberg, Strasser, Al. Goette, G. Schwalbe u. A., vor Allen aber Wilh. His haben sich dieser Methode mit Erfolg bedient; und letzterem Autor verdanken wir eine ganze Reihe wichtiger ursächlicher Ableitungen. Doch ist nicht zu verkennen, dass die Anwendbarkeit dieser Methode für ursächliche Ableitungen eine sehr beschränkte ist, und *dass die auf diese Weise gewonnenen Schlüsse vielfach nicht die für so fundamentale Fragen wünschenswerthe Sicherheit darbieten. Es giebt in jedem einzelnen*

*Falle eine ganze Reihe von Möglichkeiten und oft keine sicheren Argumente für die Auswahl bloß einer einzigen von diesen: denn das dabei verwendete Argument, dass das Einfachste auch das Wahrscheinlichste sei, lässt uns hier oft im Stich,* schon desshalb, weil wir die organischen Gestaltungsprincipien vielfach nicht genügend kennen, um zu verstehen, was für sie das »Einfachste« sei.

»Und selbst die Benutzung der ,*vergleichenden*' *Betrachtung* von Verschiedenheiten der normalen Entwickelung bei einander nahestehenden Thierklassen vermag uns, meiner Meinung nach, *nicht vollkommene Sicherheit über die Ursachen dieser Verschiedenheiten zu geben*, auch wenn bei ,Variationen' eines Faktors ein anderer Faktor wiederholt in derselben Weise geändert sich zeigt. So schien selbst einer der besten der mit dieser Methode abgeleiteten Schlüsse noch zweifelhaft, nämlich die Deutung Balfour's, dass die bloß partielle Furchung der nahrungsdotterreichen Eier verschiedener Wirbelthiere: der Haifische, Knochenfische und Vögel, in der Art durch die große Menge des aufgespeicherten Dotters bedingt sei, dass der Bildungsdotter und damit die theilenden Kräfte für diese Menge quantitativ zu gering seien. Denn im normalen gegenwärtigen Entwickelungsgeschehen ist Alles durch Jahrmillionen lange Verbesserung so eingerichtet, dass es vollkommen dem Bedürfnis genügt; und wenn ein Bedürfnis zur Durchtheilung vorhanden gewesen wäre, würden sicher auch die Kräfte dazu nicht fehlen.

»Man könnte umgekehrt die Vermuthung hegen, die anfängliche Furchung bloß eines Theils des Dotters sei direkt funktionell bedingt, indem eine weitere Zerlegung zunächst nicht nöthig, vielleicht sogar störend für den Ablauf der ersten Entwickelungsvorgänge wäre.

»Sicherer führt uns schon die ursächliche Deutung des Zusammenhanges stets zusammen vorkommender ,Varietäten' der Entwickelung des Individuums. Wenn z. B., wie bereits in mehreren Fällen sich gezeigt hat, beim Fehlen des langen Kopfes des Musculus biceps brachii stets auch der Sulcus intertubercularis, in welchem die Sehne dieses Kopfes normaler Weise liegt, fehlt, so werden wir mit Sicherheit auf eine ursächliche Beziehung zwischen beiden Bildungen schließen dürfen; und schon unsere heutige geringe entwickelungsmechanische Einsicht lässt uns des Weiteren folgern, dass nicht die Sehne fehlt, weil ihre Verlaufsfurche nicht angelegt ist, sondern dass der Causalnexus der umgekehrte sein muss.

»Durch die Verwerthung solcher Vorkommnisse hat auch die vorstehend erwähnte Deutung BALFOUR's ein höheres Maß von Wahrscheinlichkeit gewonnen; indem ich nämlich, allerdings erst in einigen Fällen, beobachtete, dass beim Froschei, welches normaler Weise der totalen Furchung unterliegt, im Falle abnorm großer Einlagerung von Nahrungsdotter, an Rieseneiern vom Achtfachen des normalen Volumens zunächst bloß partielle Furchung eintrat.

»*Doch der Hauptweg, der uns zu sicherer Erkenntnis der Ursachen führt, ist der des Experiments*, dieses großen Hilfsmittels des Menschen, mit dem er die Natur zwingt, auf seine Fragen Antwort zu geben, und dem er die riesenhaften Fortschritte in der Erkenntnis der Natur und in der Dienstbarmachung ihrer Kräfte verdankt.

»*Aber das Experimentiren an sich giebt noch nicht die Gewähr, dass wir dadurch vorwärts schreiten in der Erkenntnis*, ebenso wenig als die zahllosen, Jahrhunderte lang fortgesetzten Experimente der Alchemisten uns in der Erkenntnis der Natur wesentlich gefördert haben. Der rasche Fortschritt der Chemie seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts, ebenso wie schon vorher derjenige der Physik beruhten auf einer besonderen Art des Experiments, auf dem **analytischen Experimente**; und um dieses anstellen zu können, muss ihm das analytische Denken vorausgegangen sein.

»Der Zerlegung der Entwickelungsvorgänge in ursächliche Komponenten werden wir uns nur allmählich nähern können, und zwar durch Beantwortung einiger Vorfragen, welche meiner Ansicht nach zunächst in Angriff zu nehmen sind, nämlich der Fragen nach der Zeit der ursächlichen Bestimmung einer Gestaltung und nach dem Ort der Ursachen derselben. Durch die Beantwortung der ersteren Frage erfahren wir, in welcher Periode der Entwickelung, durch die der letzteren, an welchem Orte wir die Ursachen eines Vorganges zu suchen haben (1, Bd. II. pag. 37).

»War es für die Pathologie von Nutzen, dass die Pathologen seit MORGAGNI zunächst nach dem Sitze und dann erst nach den Ursachen der Krankheit forschten, so haben wir wohl einen gleichen Nutzen von demselben Gange der Untersuchung auch für die Ermittelung der normalen Entwickelungsursachen zu gewärtigen. Wir erfahren so z. B., ob die Ursachen eines Gestaltungsvorganges in den durch ihn umgestalteten Theilen selbst gelegen sind, ob der Vorgang also als ‚Selbstdifferenzirung‘ zu betrachten

ist, oder ob äußere Theile an der betrachteten Umgestaltung mitwirken.«

Ein dem Reiche des Anorganischen entnommenes Beispiel mag den Nutzen der Kenntnis der Örtlichkeit der Ursache demonstriren: Wir sehen in der Entfernung eine geschlossene Reihe von Wagen dahinfahren, können aber, wenn keine, durch besondere, uns in ihrer Bedeutung bekannte Gestalt ausgezeichnete Lokomotive zu sehen ist, nicht wissen, ob der vorderste Wagen alle anderen zieht (wobei sie in zugfester Verbindung unter einander stehen müssen), oder ob der hinterste sie alle schiebt (was Einrichtungen zu druckfester Verbindung voraussetzt), oder ob ein mittlerer Wagen oder jeder einzelne Wagen ein Motorwagen ist etc. Wenn wir aber diese örtliche Frage gelöst haben, sind wir der Einsicht in das Geschehen doch schon näher gekommen. Durch bloßes Zusehen beim normalen Geschehen, also beim Fahren der geschlossenen Wagenreihe, werden wir aber nichts davon ermitteln können; wohl aber durch Beobachtung von Variationen: so wenn beim Bergabwärtsfahren einzelne vordere Wagen vorauseilen, oder beim Bergauffahren hintere zurückbleiben; am besten durch das Experiment: durch Ausschaltung des vordersten, hintersten Wagens etc.

Daher wurde loco cit. gefolgert:

»Mit diesen Vorkenntnissen über die ursächlichen Verhältnisse werden wir auch dem Wesen der Ursache selbst schon ein wenig näher kommen.

»Auf diesem Wege war es mir z. B. möglich, zu ermitteln, dass die Richtung der Mittelebene des Frosches im Ei schon zwei Tage vor der ersten, diese Richtung bekundenden Organanlage bestimmt ist, dass jedoch im unbefruchteten Ei diese Bestimmung noch nicht getroffen ist, sondern dass diese Lage gerade während der Befruchtung normirt wird. Durch diese Einsicht wurde dann die Vermuthung nahegelegt, dass diese Bestimmung vielleicht durch die Befruchtung erfolge; und die daraufhin angestellten, lange Zeit erfolglosen Versuche ergaben nach Ermittelung der geeigneten Methode die Richtigkeit dieser Vermuthung. Zugleich zeigte sich, dass wir es vermögen, die Befruchtungsrichtung und damit auch die Lage des Thieres im Ei beliebig zu bestimmen, und fernerhin, dass diejenige Seite des Eies, an welcher wir den Samenkörper eindringen lassen, zur hinteren Körperhälfte des Thieres wird, während aus derjenigen Eihälfte, in welcher zur Zeit der Befruchtung der weibliche Zeugungstheil, der Eikern liegt, die Kopfhälfte des Thieres hervorgeht.«

Nachdem darauf hingewiesen worden war, dass wir bisher das Meiste an causaler Kenntnis der organischen Gestaltungen den Pathologen verdanken, wurde die Anwendbarkeit pathologischer Ergebnisse zu Rückschlüssen auf die normalen Gestaltungsweisen und Vorgänge (s. 1, Bd. II. pag. 45) erörtert:

»Die Anwendbarkeit auch der nicht bloß auf Ausfallerscheinungen beruhenden pathologischen Erfahrungen auf die normalen Verhältnisse, die Zulässigkeit des Rückschlusses von den in ‚pathologischen‘ Verhältnissen beobachteten Gewebsreaktionen auf die ‚normalen‘ Gewebsleistungen beruht auf der weiteren (NB. an den Säugethieren gemachten) Erfahrung, dass *die Eigenschaft der Gewebsreaktion* so *wenig von der Eigenschaft der veranlassenden äußeren Ursache*, so *sehr dagegen von den Eigenschaften des reagirenden Substrates abhängt*, dass diese Ursache fast bloß als das ‚auslösende‘ Moment für das in Thätigkeittreten des specifischen, an sich sehr stabilen Gewebsmechanismus zu betrachten ist. Die ‚progressiven‘ abnormen Leistungen sind meist bloß gesteigerte oder anachronistische Bethätigungen der ‚normalen‘ Eigenschaften [die regressiven Leistungen, wie Degeneration, Schwund, interessiren uns hier nicht].

»Diese Stabilität der produktiven Reaktionsweisen der Gewebe beraubt uns leider der Möglichkeit, aus den Reaktionen auf verschiedenartige Einwirkungen einen Schluss auf die inneren Eigenschaften des reagirenden Substrates zu machen, wie wir es wohl vermöchten, wenn verschiedenartige Einwirkungen wesentlich verschiedenartige Reaktionen zur Folge hätten.

»Immerhin wird bei der Verwerthung ‚pathologischer‘ Erfahrungen zu Rückschlüssen auf die ‚normalen‘ Vorgänge mit Vorsicht zu verfahren sein. So dürfen wir z. B. aus dem interessanten Ergebnis der Untersuchungen Thoma's über die kompensatorische Verdickung der innersten Haut (an umschriebener Stelle) zu weit gewordener Blutgefäße nicht ohne besondere darauf gerichtete Untersuchungen annehmen, dass auch die normale, der eigenen Gestalt des Flüssigkeitsstrahles angepasste Gestaltung der Lichtung der Blutgefäße auf diese Weise hergestellt werde.

»Dagegen konnten wir aus der Beobachtung Julius Wolff's u. A., dass auch in abnormen Verhältnissen, z. B. bei schief geheilten Knochenbrüchen, eine dieser neuen Form angepasste, äußerst zweckmäßige Knochenstruktur entsteht, sofort schließen, dass auch die normale Struktur der Knochen durch wesentlich dieselben Mechanismen

der den Knochen zusammensetzenden Gewebe hergestellt werden kann, dass diese Struktur also nicht nothwendig in ihren zahllosen zweckmäßigen Einzelbildungen uns vererbt zu werden braucht.

»Ebenso gestatten die vielfachen Veränderungen, welche die Muskeln, Knochen und Bänder nach dem Schwund der Ganglienzellen der sogenannten Vorderhörner des Rückenmarks bei der spinalen Kinderlähmung erfahren, eine ganze Reihe von Schlüssen auf gestaltende Einwirkungen, welche auch normaler Weise zur Ausbildung und Erhaltung nöthig sind; während aus der Thatsache, dass zwischen öfter bewegten Bruchenden eines Knochens ein Gelenk sich ausbildet, nicht zu folgern ist, dass auch die normale Gelenkbildung auf entsprechende Weise veranlasst wird.«

Nach Besprechung der vielen früheren verfehlten orthopädischen Behandlungsmethoden wird (pag. 48) gesagt:

»Wir müssen sagen: Diese Umwege hätten schon vor Jahrzehnten, schon seitdem eine richtige Unterscheidung der Gewebe gewonnen war, durch methodisch angestellte, analytische Thierversuche vermieden werden können. Aber freilich erst jetzt, durch die aseptische Wundbehandlungsmethode, sind wir in den Stand gesetzt, der Orthopädie durch exakte experimentelle Erforschung der gestaltenden Reaktionsweisen der Gewebe und ihrer auslösenden Ursachen eine analytische, für die Praxis verwerthbare Grundlage zu geben. Doch diese Aufgabe wird selber nur auf der Basis entwickelungsmechanischer Einsicht zu lösen sein«[1]).

Über das Specielle unserer Methodik wird in dem Artikel »Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik« ausführlicher gehandelt (1, Bd. II. pag. 87 u. f.):

»Um aus den vielen gleichzeitig auftretenden Veränderungen eines Embryos die wesentlichen ursächlichen Beziehungen eines der Untersuchung unterzogenen Bildungsvorganges zu ermitteln, haben wir ein nicht unerhebliches, wenn auch nur negatives Hilfsmittel in der vergleichenden Betrachtung der Nebenumstände desselben Bildungsvorganges bei verschiedenen Thiergattungen oder

[1]) Im Interesse der »funktionellen Orthopädie« (s. 1, Bd. I. pag. 731, 766) sei auf einen dieser Stelle angeschlossenen längeren Exkurs über die wissenschaftliche Erforschung und die darauf zu gründende Behandlung der Deformitäten der Wirbelsäule durch analytische, die Reaktionen der einzelnen dabei betheiligten Gewebe: Knorpel-, Knochen-, Binde- und Muskelgewebe, sowie deren Ursachen ermittelnde Versuche hingewiesen.

Klassen. Denn nur die allen Wiederholungen desselben Vorganges gemeinsamen Umstände werden wesentliche sein; dabei ist aber nicht zu übersehen, dass sie darum noch nicht nothwendig auch wesentlich sein müssen.

»Immerhin ist der Nutzen solcher vergleichender Beobachtung zumal jetzt bei dem Anfange (NB. exakten) causalen Strebens ein sehr erheblicher. Unsere Vorstellungen und Vermuthungen werden durch diese Vergleichung oft von einer falschen Bahn abgehalten und auf den richtigen Weg geführt werden.

»Der Forscher auf dem Gebiete der Entwickelungsmechanik muss sich daher bei seinen aus praktischen Gründen oft längere Zeit an ein einziges Objekt gebundenen Forschungen stets bestreben, größere ontogenetische Entwickelungsreihen zu überblicken; ja wenn es möglich wäre, sollte er die ganze beschreibende thierische und pflanzliche (onto- wie phylogenetische) Entwickelungsgeschichte kennen und bei seinen Ableitungen berücksichtigen.

»Außer den Veränderungen, die durch das *künstliche Experiment* gesetzt werden, kommen als Missbildungen oder als bloße Variationen oder als Folgen von Erkrankungen nicht selten Veränderungen der Organismen vor, die denen des analytischen Experiments an ihnen annähernd oder ganz entsprechen und daher in ähnlicher Weise wie dieses zu causalen Ableitungen zu verwerthen sind (*Naturexperimente*).

»Noch weit mehr als bei den stets mit weniger Komponenten arbeitenden Versuchen an anorganischen Objekten ist bei der Anstellung und besonders bei der Deutung von Experimenten an Organismen *ein gewisses Maß vorausgreifender eigener Einsicht unerlässlich nöthig.* Wer sich solche nicht angeeignet hat, der wird vielfach sehr irrthümliche Schlüsse aus seinen Experimenten, oder aus denen Anderer ziehen; dem kann es sogar geschehen, dass sich ihm die unbekannte Komplicirtheit der organischen Verhältnisse in solchem Maße ausdehnt, dass er aus den Folgen eines Experiments überhaupt keinen speciellen Schluss zu ziehen sich getraut.

»So hat ein Autor gegen ein vom Ref. angestelltes Experiment, in welchem Froscheier einen Tag länger als normal in ihrer anfänglichen Einstellung mit der weißen Seite nach unten erhalten wurden, und somit die sonst in dieser Zeit eintretende Aufwärtsdrehung der unteren Seite des Eies verhindert worden war (wobei sich zeigte, dass die Medullarwülste unter bilateralem Herabschieben von

Material auf dieser ursprünglich weißen Unterseite des Eies zur Anlage kommen), den Einwand erhoben, dies Experiment gestatte keinen Schluss auf die normalen Verhältnisse, da das Ei in abnorme Bedingungen gebracht worden sei; unter ganz normalen Bedingungen würde nach diesem Autor das Medullarrohr auf der Mitte der von vorn herein schwarzen Oberseite entstanden sein.

»Wenn nun wohl kein mit der Sachlage Vertrauter diesem speciellen Urtheile zustimmen wird, so müssen wir uns gleichwohl stets gegenwärtig halten, dass wir die bei jedem organischen Bildungsvorgange betheiligten Komponenten wahrscheinlich noch nicht annähernd übersehen und daher nicht sicher zu beurtheilen vermögen, wie viel und welche Komponenten wir auch bei einem möglichst analytischen Experimente alteriren. Wir können daher erst dann sicher sein, die Ergebnisse eines Experiments richtig gedeutet zu haben, **wenn die Ergebnisse zweier oder mehrerer ‚verschiedenartiger' Experimente über denselben Vorgang auf die gleichen Zusammenhänge oder Vorgänge hindeuten** (1, Bd. II. pag. 89).

»In dem soeben citirten Falle hatte Ref. desshalb zugleich das Ergebnis des angeführten Experiments durch Versuche mit tief greifenden lokalen Defekten als Marken kontrollirt; und diese ganz anderen Versuche hatten zu demselben Schluss über die frühere Lage des Materials des Medullarrohres oberhalb neben dem Äquator des Eies geführt.

»Drittens gelang es durch starke Pressung der Froscheier zwischen parallelen senkrechten Glasplatten, das erschlossene normale seitliche Herabwachsen der Urmundlippen ganz zu verhindern; die später gebildeten Medullarwülste formirten dabei einen den Äquator des Eies rings umziehenden Gürtel; es zeigte sich also die für diesen Fall vorausgesagte ‚Asyntaxia medullaris totalis' (Roux).

»Der aus diesen ‚drei verschiedenen' Experimenten folgende Schluss, dass die Gastrulation des Frosches durch bilaterale Epibolie und Konkrescenz auf der Unterseite des Eies erfolgt, und dass die Außenseite der Urmundränder die Anlagestelle der Medullarwülste ist, ist daher ein so sicherer, dass er weder durch die an sich erfreuliche nachträgliche Zustimmung von Seiten deskriptiver Forscher [v. Davidoff, O. Hertwig, Keibel u. A.] an Sicherheit etwas gewinnen konnte, noch durch den Widerspruch derselben hätte etwas einbüßen können; vielmehr *müssen ‚derartig' ermittelte Thatsachen als die ersten festen Grundsteine unserer*

*Kenntnis von den ‚Vorgängen' der Entwickelung betrachtet werden, derart zugleich, dass alle solche Ansichten, welche mit diesen Thatsachen wirklich unvereinbar sind, mit Sicherheit als unrichtig bezeichnet werden können*[1]).

»*Die Entwickelungsmechanik muss sich, wie jede neue Richtung in der Wissenschaft, die ihr gebührende Stellung erst nach und nach erwerben.* Aber gleichwohl wird es unsere Nachkommen wohl befremden, dass die jetzt herrschende deskriptive Richtung diese sicheren Angaben der Entwickelungsmechanik so lange ignorirt hat, bis deskriptive Forscher zu denselben Ansichten gelangten, und besonders, dass sie diesen letzteren Angaben mehr Werth beilegt als ersteren. Dies wird ein bleibendes Zeugnis für das ungenügende Verständnis der betreffenden Forscher von dem Werthe des Experiments sein (s. 1, Bd. II. pag. 89).

»Solche Experimente müssen aber wirklich gemacht sein, und die Natur muss darauf entsprechend reagirt haben. Es ist eine nicht zu billigende Auffassung, wenn RAUBER [Zoolog. Anz. 1886. pag. 170] nach einem Experiment, welches, wie zu erwarten, sogleich mit dem Tode der Objekte endete, die Meinung äußert: ‚Es wird aber für die Meisten schon hinreichend sein, auch nur in Gedanken das genannte Experiment (Vertauschung der Furchungskerne eines Kröten- und eines Froscheies) auszuführen, um zu der Überzeugung (!) zu gelangen, dass aus jenem Froschei keine vollständige Kröte, aus dem Krötenei kein vollständiger Frosch hervorgegangen sein würde.'

»Dies Gedankenexperiment ist durchaus nicht, wie er meint, überzeugend dafür, dass auch dem Protoplasma Vererbungstendenz innewohnt.

»Die Analyse scheint es mit sich zu bringen, dass die ent-

[1]) HERTWIG citirt von diesen drei zusammengehörigen Experimenten allein die Asyntaxia medullaris und giebt (pag. 75) als meine Auffassung an, dass die Asyntaxia für sich allein den Grundstein des Urtheils bilden solle, der fester sei als die rein deskriptiv gewonnenen Argumente; während der Sinn der obigen Erörterung doch wohl deutlich der ist, dass dreierlei ganz verschiedenartige Experimente zu demselben Schluss führten und dass daher ihrem gemeinsamen Ergebnis eine sehr große Sicherheit zukomme. Dagegen bezeichnet HERTWIG dann seinerseits, anscheinend meine Auffassung berichtigend, die Zusammenfassung aller bezüglichen, auch der normalen Thatsachen über denselben Vorgang als nothwendig. Dieses Beispiel ist, wie schon aus den Darlegungen unseres ersten Abschnittes hervorging, typisch für die in HERTWIG's Polemik konsequent angewandte Methode.

wickelungsmechanische Forschung bei den einfachsten Lebewesen, den **Protisten**, beginnen müsste; und gewiss können manche wichtigen Causalverhältnisse an diesen niedersten Lebewesen leichter und sicherer als an Metazoen, ja zum Theil nur an ersteren ermittelt werden. Es sei hier nur an die überaus lehrreichen Experimente von E. G. Balbiani, M. Nussbaum, A. Gruber, Bruno Hofer über die besonderen Leistungen des Zellkerns und des Zellleibes erinnert.

»Es ist aber darauf hinzuweisen, dass andererseits die **höheren Organismen** in manchen Beziehungen **günstigere Verhältnisse für die ‚analytische‘ Forschung darbieten**; einmal weil bei ihnen durch die weitgehende Arbeitstheilung die Fähigkeiten der einzelnen Gewebe weniger vielseitige sind, und zweitens desshalb, weil das Vermögen der Regenerationsfähigkeit bei ihnen viel geringer ist, als bei den niederen Organismen und wir daher bei ersteren den Mechanismus der normalen, sive typischen Entwickelung reiner für sich studiren können (s. 1, Bd. II. pag. 90).

»Mit der Zurückführung organischer Gestaltungen auf **anorganische**, physikalische Komponenten ist schon ein sehr erfreulicher Anfang gemacht, so von Berthold, Errera u. A. in Bezug auf pflanzliche, ferner von Bütschli, Quincke, Dreyer u. A. in Bezug auf thierische Gestaltungen. Die Schlüsse sind jedoch bis jetzt größtentheils bloß Analogieschlüsse; es haftet ihnen daher noch eine große Unsicherheit an. Die Urtheile dieser Autoren beruhen darauf, dass an anorganischen Objekten auf experimentellem Wege den organischen ähnliche resp. gleiche Formbildungen hervorgebracht wurden, woraus auf eine Gleichheit der Ursachen geschlossen wurde.

»Trotz des Nutzens dieser Versuche und der wohl theilweisen Richtigkeit der aus ihnen gezogenen Schlüsse, scheint es doch, dass man sich dabei manchmal die organischen Verhältnisse zu einfach vorstellt. Wir kommen damit leicht in die Gefahr, dass sich auf morphologischem Gebiete ähnliche Irrthümer wiederholen, wie sie vor 30—20 Jahren unter den Physiologen ähnlichen Strebens vorgekommen sind. Da waren Ernährung und Sekretion bloße Diffusions- und Filtrationsvorgänge, Wachsthum war bloße Quellung, Bildung einer Niederschlagsmembran um einen Tropfen war Zellbildung.

»Bei den Übertragungen der Ursachen anorganischer Gestaltungsvorgänge auf ähnliche organische Gestaltungen wird leicht der

Wirkungsantheil der experimentell geprüften Komponenten an den organischen Gestaltungen überschätzt, indem sie als alleinige oder als die formbeherrschende aufgefasst wird. Dabei wird dann übersehen, dass fast jede Komponente im Organischen durch andere entgegenwirkende Kräfte mehr oder weniger, ja derart in ihrem Antheile an der schließlichen Resultante beschränkt werden kann, dass ihr Antheil gar nicht mehr erkennbar ist. Im Bereiche anorganischer Blasen z. B. herrschen bei äußerer Ruhe die PLATEAU-schen Gesetze der Blasenspannung; im Bereiche der Organismen kann ihnen durch aktive Leistungen, durch Spannungen und Kontraktionen, also unter Kraftaufwand, vollkommen Widerstand geleistet werden; ebenso wie der Diffusion durch lebende Wände aktiv widerstanden werden und Flüssigkeit entgegen den Gesetzen der Filtration nach der Seite des Überdruckes abgeschieden werden kann. Die Salze des Fischeies unterliegen erst nach dem Tode desselben der Diffusion; und kleine Insekten leben längere Zeit in einer Luft, in der sie nach ihrem Tode in wenigen Minuten eintrocknen.

»Die bei solchen Übertragungen verwendete Umkehr des Satzes: ‚gleiche Ursachen geben gleiche Wirkungen‘ in: ‚gleiche Wirkungen beruhen auf gleichen Ursachen‘ ist uns meiner Meinung nach auf organischem Gebiete zur Zeit nicht gestattet; ich habe das früher schon an manchen Beispielen dargelegt. So z. B. sind die Äste der Bäume an ihrem Ursprunge sehr ähnlich kegelförmig gestaltet, wie das Lumen der Blutgefäße am Astursprunge; auch findet beim Ursprunge eines relativ dicken Astes am Baume eine Ablenkung des Stammes nach der anderen Seite statt, wie dies bei den Blutgefäßen auch geschieht; gleichwohl beruhen diese beiderlei Gestaltungen auf wesentlich anderen Ursachen.

»Der Schluss: ‚gleiche Wirkungen haben gleiche Ursachen‘ ist bloß bei ‚vollkommener‘ Übereinstimmung dieser Wirkungen gestattet; er setzt also für uns die vollkommene Kenntnis der Wirkungen voraus, die wir zur Zeit auf organischem Gebiete in keinem Falle haben und selbst auf anorganischem Gebiete oft entbehren (1, Bd. II. pag. 92).

»Wir können z. B. an einem in bestimmter Richtung laufenden Billardballe nicht erkennen, ob er diese Bewegung macht, weil er in dieser Richtung einen centralen Stoß erhalten hat, oder weil gleichzeitig oder nach einander zwei Stöße entsprechend verschiedener Richtungen auf ihn gewirkt haben. Wenn wir aber nicht bloß von

seiner sichtbaren Massenbewegung, sondern auch von der bei dem Anstoße stattgefundenen Änderung seiner Molekularverhältnisse vollkommene Kenntnis hätten, wenn wir also die stattgehabte ‚Wirkung‘ ‚vollkommen‘ kennten, würden wir diese Ursachen richtig erschließen können. Ist die Kugel aus weniger elastischer und weicherer Substanz, so werden die beiden Stöße äußerlich sichtbare Eindrücke hinterlassen, und bei genauer Berücksichtigung dieser Nebencharaktere werden die Ursachen des Vorganges richtiger zu beurtheilen sein.

»Wir müssen uns stets gegenwärtig halten, dass dieselbe Form auf sehr verschiedene Weise und durch entsprechend verschiedene Ursachen hervorgebracht werden kann. Derselbe Gegenstand kann bildlich in gleicher Größe mit vollkommen gleichen Kontouren und Schatten durch Holz- und Steinschnitt, durch Stahl- und Kupferstich, in Photographie und Lichtdruck etc. hergestellt sein; trotzdem ermöglicht uns die Berücksichtigung der Charaktere ‚zweiter‘ Ordnung, diese Art seiner Herstellung zu erkennen.

»Da wir kaum je vollkommene Kenntnis eines organischen Bildungsvorganges gewinnen werden, so ist es nöthig, um trotzdem auf seine Ursachen schließen zu können, bewusst und sorgfältig die Merkmale zweiter, ja dritter Ordnung aufzusuchen, welche an sich schon, besonders aber in ihren Variationen oft ziemlich zuverlässige Schlüsse auf die Ursachen gestatten.

»Doch giebt es auch Fälle, in denen selbst die Merkmale zweiter Ordnung zwischen organischen und anorganischen Gestaltungen übereinstimmend erscheinen, obwohl die beiderlei Vorgänge nicht auf denselben Ursachen beruhen. Das ist z. B. bei der künstlichen Nachahmung der Kopulation der Geschlechtskerne durch die Selbstvereinigung zweier Chloroformtropfen, die auf alte, gestandene, wässerige Karbollösung gethan worden sind (s. 1, Bd. II. pag. 34), der Fall. Hierbei findet außer der aktiven Näherung eine prachtvolle große Radiation in der Flüssigkeit statt; gleichwohl beruht der Vorgang auf Wirkungsweisen, die im Ei nicht möglich sind.

»Die organische Natur bietet oft gerade das Gegentheil zu dem Satze: ‚gleiche Wirkungen haben gleiche Ursachen‘ dar (indem verschiedene Ursachen die gleichen Gestaltungen hervorbringen). Diese Thatsache berechtigt zu dem Ausspruche, dass die organischen Formen vielfach konstanter sind, als die

Arten ihrer Entstehung, also auch konstanter, als ihre unmittelbaren Bildungsursachen. Die vergleichende Entwickelungsgeschichte hat dafür bekanntlich viele Beispiele geliefert. Hier nur eines: die Gattung Peneus z. B. durchläuft in ihrer Ontogenese ein Naupliusstadium; das Endprodukt aber ist eine Garneele; während die übrigen Garneelen des Naupliusstadiums ganz entbehren.

»Die Entstehung Desselben auf verschiedenem Wege gilt aber nicht bloß für Thiere verschiedener Arten und Gattungen; sondern auch für Thiere derselben Art, ja für ein und dasselbe Individuum. Es sei zunächst an diejenigen Organismen erinnert, die sich normaler Weise auf zweierlei Art: sowohl durch die äußerlich nicht differenzirten Eizellen, wie durch Selbsttheilung des entwickelten Individuums vermehren. Ferner gehört hierher die Re- und Postgeneration: Ein rechter oder ein vorderer halber Froschembryo producirt die fehlende Hälfte nach, wobei die Entwickelungsvorgänge zum Theil wesentlich andere sein müssen, als bei der normalen Entwickelung.

»Diese Verschiedenheit der Bildungsweisen derselben Endprodukte, die bei manchen Regenerationen sogar unter denselben äußeren Formwandlungen verläuft wie die Entwickelung aus dem Ei, gab mir Veranlassung zur Unterscheidung zweier verschiedener Entwickelungsarten: der typischen (bei den höheren Thieren der allein ‚normalen') Entwickelung aus dem ganzen Ei, und der atypischen sive regulatorischen Entwickelung, oder derjenigen Entwickelung, welche nach Selbsttheilung oder nach künstlicher Theilung des entwickelten Individuums, sowie auch bei Störungen der normalen Entwickelung, z. B. bei sehr hochgradigen Deformationen der Eier etc. statt hat.« (1, Bd. II. pag. 94.)

In der Einleitung zu dem Archiv für Entwickelungsmechanik ist dann die Methodik der entwickelungsmechanischen Forschung ausführlich (auf pag. 10—24) dargelegt, wovon indess unserem Kritiker wieder nur wenig bekannt ist; daraus sind hier, das Vorstehende ergänzend, noch einige Stellen nachzutragen, welche für die Diskussion über Hertwig's Einwendungen von Bedeutung sind.

Die Nothwendigkeit des causal-analytischen Experiments als des Hauptmittels causaler Forschung wird in folgender Weise begründet (2, pag. 10):

»Das gestaltende Wirken findet im Organismus in »unsichtbarer« Weise statt; wir können nicht sehen, wie die Ganglienzellen der Vorderhörner auf die Ausbildung der Muskeln wirken, wie

die vermehrte Aktivität das Wachsthum der Organe anregt, wie etwa von Zellen ausgeschiedene Stoffe auf andere Zellen chemotropisch anlockend wirken; ja nicht einmal, dass Zellen beim Wachsthum sich drücken und so passive Formbildung der betreffenden Theile veranlassen. Alles dies Wirken können wir nur ‚erschließen'.

»Die Ermittelung dieser Wirkungsverhältnisse wird ferner dadurch wesentlich erschwert, dass das eigentliche gestaltende Wirken im Verhältnis zum Verlauf der sichtbaren Änderung so rasch sich vollzieht, dass selbst bei Produktion größerer Umgestaltungen das ursächliche Wirken, das Antecedens der Wirkung, also der Folge, in jedem Momente quantitativ fast immer nur um ein Differential voraus ist, derart, dass man z. B. selbst bei eventuellen passiven Deformationen nach His (wie ich experimentell ermittelt habe, s. 1, Bd. II. pag. 218) diesen Vorgang nicht durch Entfernung der drückenden Theile feststellen kann, weil die durch Pressung hervorgebrachte Form jederzeit bereits fast vollkommen im inneren Gleichgewicht ist und in jedem Moment nur ein letztes Minimum der Anpassung noch fehlt, so dass ein passiv deformirtes Gebilde nach der Entfernung der drückenden Theile nicht, gleich einem gebogenen Gummischlauch nach dem Aufhören der biegenden Kraft sogleich in seine frühere, erste Ausgangsform zurückkehrt (2, pag. 11).

»Da ferner bei der normalen Entwickelung des Individuums jederzeit viele Veränderungen gleichzeitig stattfinden, so können wir aus den Beobachtungen dieser Veränderungen bloß schließen, dass die ‚Gesammtheit' der früheren Veränderungen die ‚Ursache' der Gesammtheit der ihr folgenden Veränderungen ist oder sein kann; wir sind aber nicht im Stande zu schließen, von ‚welcher' der früheren Veränderungen ‚jede einzelne' der späteren Veränderungen abhängig ist (2, pag. 11).

»Die aus vergleichenden Beobachtungen der normalen ontogenetischen und phylogenetischen Gestaltungen geschöpften causalen Ableitungen gewähren nie ‚volle' Sicherheit, weil der beobachtete Zusammenhang von Erscheinungen kein ‚direkter' zu sein braucht, sondern auf den Wirkungen dritter, noch unbekannter Komponenten beruhen kann. Denn die organischen Vorgänge der typischen s. normalen Entwickelung der Organismen sind so unüberschbar mannigfach und räthselvoll, dass wir, zumal *jetzt am Anfange exakter ursächlicher Forschungen*, nie mit Sicherheit das Vorhandensein solcher gemeinsamer

dritter und weiterer Komponenten verneinen können; um so weniger, als stets nur ein kleiner Theil des sekundären oder tertiären Geschehens in den Bereich unserer Beobachtungsfähigkeit fällt, während alles *primäre Geschehen der organischen Gestaltung unserer Wahrnehmung entzogen ist. Durch vergleichende Beobachtung des normalen Geschehens können daher Wirkungsweisen wohl ‚ermittelt', aber nicht ‚bewiesen' werden.«* (Unter »ermittelt« ist hier, wie aus der Gegenüberstellung »bewiesen« hervorgeht, bloß gemeint: »als vielleicht betheiligt erkannt«; HERTWIG ist es nicht gelungen, dies zu verstehen, sondern er hat beide Ausdrücke als identisch aufgefasst.)

Dies müssen wir uns stets gegenwärtig halten; wir dürfen bloß aus Beobachtungen des typischen, normalen Geschehens erschlossene Wirkungen nie für vollkommen gesichert halten, sondern müssen uns bestreben, noch direkte Beweise für sie zu erbringen« (2, pag. 12; siehe auch oben pag. 87).

»*‚Sicherheit' über ursächliche Ableitung vermag allein das Experiment zu geben, sei es das ‚künstliche Experiment' oder das ‚Naturexperiment' als Variation, Missbildung oder anderes pathologisches Geschehen;* solche Sicherheit ist aber auch hierbei noch nur unter Berücksichtigung mannigfacher, oft schwierig einzuhaltender Vorsichtsmaßregeln zu gewinnen (2, pag. 13).

»In dem Experiment wird oder ist besten Falles bloß ‚eine', und zwar eine uns bekannte Komponente verändert; und wir erkennen an den Folgen dieser Änderung diejenigen Erscheinungen, die mit dieser Komponente in Zusammenhang stehen.

»Erfahrungsgemäß liegt aber die Sache nicht so einfach; sondern wir haben bei organischen Objekten auch nach dem künstlichen, analytischen Experiment *oft die größten Schwierigkeiten, die Folgen auf die richtigen Ursachen zurückzuführen;* wir müssen zunächst das betreffende Experiment oft wiederholen, um konstante Resultate zu erzielen, und es dann noch »mannigfach modificiren«, um die richtigen Ursachen ermitteln zu können. Dies rührt wieder daher, dass auch hier noch die Verhältnisse so komplicirt liegen, dass *wir die primär alterirten Komponenten selbst beim künstlichen Eingriff oft nicht genügend kennen*, weil, wenn wir bloß eine einzige Komponente geändert zu haben glauben, durch zufällige äußere oder innere Umstände oder durch unbeabsichtigte Nebenwirkungen unseres eigenen Eingriffes deren mehrere alterirt worden sind. Aber nur wenn wir die sichere Überzeugung haben

dürfen, dass wirklich keine andere als die von uns berücksichtigte eine Komponente geändert worden ist, können wir schon aus einem einzigen (NB. oft wiederholten) Experiment einen sicheren causalen Schluss ableiten« (2, pag. 14).

»Diese Überzeugung resp. Einsicht werden wir aber nur sehr selten bei Experimenten an Organismen haben. Die Folge davon ist, dass so häufig, wenn wir glaubten, unter ganz gleichen Umständen und in gleicher Weise wie früher experimentirt zu haben, gleichwohl verschiedene Resultate sich ergaben. So lange wir nicht wenigstens bei vielfachen Wiederholungen desselben Experiments dasselbe Resultat erhalten, dürfen wir also überhaupt keinen Schluss ziehen. Und jetzt, beim *Anfang unserer Forschungen*, wo wir noch keinen Überblick über die vorkommenden ‚Wirkungsweisen' haben, wird es oft unentbehrlich sein, dieselbe Frage auf mehrere, möglichst verschiedene Weisen experimentell in Angriff zu nehmen; und erst, wenn diese verschiedenen Experimente auf denselben ursächlichen Zusammenhang hinweisen, dürfen wir als erwiesen annehmen, dass dieser der richtige ist. (Genaueres siehe oben pag. 93.)

»Mit Hilfe solcher Experimente vermögen wir einmal die durch ‚vergleichende' Beobachtungen der ‚normalen' Gestaltungen (NB. vermuthungsweise) ermittelten Beziehungen zu prüfen, wie andererseits auf viele neu aufgestellte Fragen uns Antwort zu verschaffen, Antwort zu erzwingen.«

Über den **gewöhnlichen Gang unserer causalen Untersuchungen** wird dann ausgeführt (2, pag. 15):

»Ehe wir die ursächlichen Wirkungsweisen ihren Eigenschaften nach bestimmen können, müssen wir zunächst feststellen, zwischen welchen Theilen überhaupt gestaltende Wirkungen stattfinden; das heißt, wir müssen die **‚Örtlichkeit'** der gestaltenden Wirkungen feststellen (2, pag. 15).

»Nach oder schon gleichzeitig mit der wirklichen Ermittelung solcher ‚örtlicher' Verhältnisse der gestaltenden Ursachen werden wir uns zu bestreben haben, Momente aufzusuchen, welche die **‚Größe'** und **‚Richtung'** der gestaltenden Vorgänge bestimmen; gleichzeitig oder schon vorher kann weiterhin die **‚Zeit'** der Normirung mancher dieser Gestaltungen ermittelt werden; denn es ist nicht nöthig, dass diese Gestaltverhältnisse erst mit dem sichtbaren Auftreten der betreffenden Gestaltungen selber bestimmt werden.

»Im Gegentheil, bei vollkommen normalem, d. h. vollkommen

typischem Verlaufe der individuellen Entwickelung müssten ‚alle' typischen Gestaltungen spätestens bereits im befruchteten Ei, sei es implicite in ihren anfänglichsten Komponenten oder schon explicite in bereits sichtbaren Gestaltungen, irgendwie bestimmt sein. Doch ist anzunehmen, dass es (vielleicht) **vollkommen ‚typische' Entwickelung überhaupt nicht giebt** (s. 1, Bd. II. pag. 980), sondern dass im Laufe jeder individuellen Entwickelung kleinere oder größere Störungen vorkommen, welche durch Aktivirung von Regulationsmechanismen ausgeglichen werden. Es wäre also genau genommen in zeitlicher Hinsicht nur zu ermitteln, innerhalb welcher früheren Entwickelungsphasen später sichtbar werdende Gestaltungen auch durch sonstige störende Einwirkungen nicht mehr variirt werden können; und in formaler Hinsicht: von ‚welchen' früheren, sichtbaren oder unsichtbaren Gestaltungen jede betrachtete spätere Gestaltung bestimmt wird, so wie z. B. normaler Weise die Medianebene des Embryos durch die erste Furche und diese durch die Kopulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns bestimmt wird (2, pag. 18).

»Später werden wir dann den **ursächlichen Wirkungsweisen** selber näher zu treten suchen, indem wir uns bestreben, ihre Qualität zu ermitteln und die **allgemeineren Wirkungsweisen** nachzuweisen, von deren Kombination diese Wirkung selber nur ein Fall ist.

»Das **‚analytische'** Experiment giebt uns zu alle dem reichliche Gelegenheit. Durch Isolation, Verlagerung, Zerstörung, Schwächung, Reizung, falsche Verbindung, passive Deformation, Änderung der Ernährung und der Funktionsgröße von Theilen des Eies, Embryos oder weiter ausgebildeten Individuums, sowie durch besondere Einwirkung von Agentien, wie Licht, Wärme, Elektricität und chemischen Verbindungen oder Elementen auf Organismen und andererseits durch Entziehung gewohnter Einwirkungen wird es uns möglich sein, vielerlei gestaltende Wirkungen der Theile der Organismen auf einander kennen zu lernen. So werden wir z. B. durch Durchschneidung und vertauschte Vernähung der Ansatzsehnen des M. biceps und triceps brachii bei sehr jugendlichen Thieren den möglichen Einfluss der Muskeln auf die Gestaltungsverhältnisse der Gelenkenden und der Gelenkkapsel, durch quere keilförmige Excision aus langen Knochen kombinirt mit Krappfütterung die Vorgänge der funktionellen Anpassung der Knochenstruktur und damit die Art ihrer nächsten Vermittelung kennen lernen (2, pag. 19).

»Durch solche künstlichen Eingriffe werden wir zunächst das Bestehen von ‚abhängigen Differenzirungen‘, also von differenzirenden Wechselwirkungen vieler Theile feststellen können, welche genügend weit von einander entfernt sind, um sie mit unseren groben Hilfsmitteln von einander isoliren zu können, ohne durch die schädigende Nähe der Verletzungsstelle ihre Lebensfähigkeit aufzuheben.

»Schon jetzt aber weisen manche Ergebnisse darauf hin, dass bei normalem Entwickelungsverlauf die ‚specifischen‘ Ursachen vieler Differenzirungen ganz oder fast ganz in den veränderten Theilen, selbst schon in sehr kleinen Theilen liegen; so dass also selbständige Differenzirungsbezirke in früher Zeit eine oder wenige Zellen umfassen können. So eng lokalisirte Differenzirungsvorgänge bieten der Erforschung viel größere Schwierigkeiten dar; und da auch die gestaltenden Grundvorgänge: die Assimilation, das Wachsthum, die Selbstbewegung und die qualitativen Differenzirungen der Zellen ganz oder doch zunächst im Bereiche des unsichtbar Kleinen sich vollziehen, so werden wir zur Aufhellung dieser Gestaltungsvorgänge in gleicher oder noch weiter gehender Weise von der Hypothese ausgedehnten Gebrauch machen müssen, wie die Physik und Chemie es bezüglich der Grundvorgänge der ihr zugehörigen Wirkungen zu thun genöthigt sind. Dabei werden auch wir gleich den Forschern dieser Gebiete diejenigen Annahmen, welche die meisten Thatsachen erklären und neue Thatsachen mit Erfolg vorauszusagen gestatten, als die der Wahrheit am nächsten kommenden betrachten; und ceteris paribus werden wir dabei auch der scheinbar ‚einfacheren‘ Erklärung zunächst den Vorzug geben, ohne indess vergessen zu dürfen, dass wir uns in dieser Hinsicht aus den oben angegebenen Gründen leicht wesentlich irren können (2, pag. 19).

»Das Experiment an Lebewesen hat aber eine besondere, Gefahren einschließende Eigenschaft dadurch, dass es in manchen Fällen, wie bei Defekten und gewissen Störungen der Anordnung von Theilen gegen einander, Verhältnisse setzt, in denen der Organismus nicht mit den gestaltenden Mechanismen der typischen oder normalen Entwickelung, sondern mit den Regulations- und Regenerationsmechanismen der atypischen s. regulatorischen Entwickelung, z. B. der Regeneration, reagirt (s. 1, Bd. II. pag. 811).

»Die atypische Entwickelung vollzieht sich in hohem Maße unter regulirenden Wechselwirkungen vieler oder, wie wohl

bei größeren Defekten und Störungen niederer Thiere, sogar zeitweilig aller Theile des Organismus. Sie unterscheidet sich dadurch wesentlich von der normalen s. typischen Entwickelung des befruchteten Eies, welche beim Ausbleiben jeder Störung (oder auch nach Störungen noch eine geringe Zeit lang) stattfindet und vielfach unter hochgradiger Selbstdifferenzirung umgrenzter Bezirke sich vollzieht (wobei aber natürlich die Veränderung innerhalb dieser Bezirke auf Wechselwirkung der Theile derselben beruht) (2, pag. 20).

»Die Wirkungsweisen jeder dieser beiden Entwickelungsarten müssen erforscht werden.

»In der Aktivirung der Mechanismen der atypischen s. regulatorischen Entwickelung liegt aber eines der größten Hindernisse für die Erforschung der Gestaltungsweisen der normalen s. typischen Entwickelung.

»Bei denjenigen ‚niederen‘ Organismen, bei welchen die Regeneration nach einem Defekt oder nach einer Störung der Anordnung der Theile ‚rasch‘ einsetzt, ist daher der Werth des Experiments für die Erforschung der ‚normalen‘ Entwickelungsweisen sehr verringert. Dagegen ist es ein großer Vorzug der ‚höheren‘ Organismen, dass bei ihnen diese Regulationsmechanismen, besonders auf späterer Entwickelungsstufe, viel geringer an Leistungsfähigkeit und zum Theil auch schwerer, d. h. erst später nach der störenden Einwirkung aktivirbar sind, als bei den niederen Thieren.« Diese geringere Leistung der regulatorischen Entwickelung bei Menschen und Säugethieren wird durch das Vorkommen von großen Defektbildungen an ganz oder fast ganz reifen Früchten bewiesen, z. B. durch das Vorkommen eines fast ganz reifen, aber nur die vordere Hälfte eines Kalbes darstellenden Fötus (Hemitherium anterius, s. 1, Bd. II. pag. 416, 828); beim Menschen durch die Geburt von Kindern mit fehlenden Extremitäten, ja mit fast fehlendem Rumpf bei leidlich normal entwickeltem Kopf oder umgekehrt mit Fehlen des Kopfes, während schon bei Amphibien und abwärts davon in Folge der raschen Regeneration und Postgeneration solche Defektbildungen nicht als entwickelte Missbildungen vorkommen.

»Dieser günstige Umstand gestattet, gerade bei den uns am nächsten stehenden Organismengruppen der Säugethiere die Vorgänge der ‚normalen‘ Entwickelung mit Hilfe des ‚Experiments‘ eingehend zu studiren.«

»*Wir dürfen uns nicht verhehlen, dass die causale Erforschung*

*der Organismen eine der schwierigsten, wenn nicht die schwierigste Aufgabe ist, an die der Menschengeist sich gewagt hat;* und dass sie, wie jede causale Wissenschaft, nie das Stadium der Vollendung erreichen wird, da jede Ermittelung einer Ursache neue Fragen nach den Ursachen dieser Ursache gebiert.

»Da viele Aufgaben der Entwickelungsmechanik für die experimentelle Forschung fast oder ganz unlösbar sein werden, so ist es nöthig, dass die Entwickelungsmechanik alle Arten und Wege der causalen Erforschung der Organismen und ihre Ergebnisse für ihre Zwecke zu verwenden suche, so weit dies irgend möglich ist, also keine biologische Disciplin dünkelhaft zurückweise, und dass sie außerdem fast noch mehr als die Ermittelung ‚einfacher Komponenten' die Zerlegung der Gestaltungsvorgänge in beständige ‚komplexe Komponenten' pflege.« (Hertwig sucht, unter Verschweigung der vorstehenden und ähnlicher Stellen sowie durch tendenziöse Auslese aus meinen Schriften darzuthun, dass ich alle anderen biologischen Disciplinen als inferior und für die »hohe neue Wissenschaft« als unbrauchbar beurtheilt hätte.)

Die Leser der Einwendungen Hertwig's werden aus den vorstehenden Citaten ersehen haben, dass die von ihm erhobenen Bedenken, welche die Schwierigkeiten und Gefahren des biologischen Experiments betreffen, vorher schon von mir erkannt und bereits mehr ins Einzelne gehend erörtert und gewürdigt worden sind, als von ihm, und dass dieser Autor, wie schon bei anderer Gelegenheit, es nicht für angemessen gefunden hat, sich auf meine Ausführungen zu beziehen; meine Leser wissen, dass von mir auch ein gutes Mittel gegen diese Fehlerquellen angegeben worden ist, welches Hertwig aber für gut befunden hat zu verschweigen, um statt seiner etwas ganz Falsches zu berichten (s. oben pag. 94 Anm.).

Übrigens müssen Hertwig die Schwierigkeiten erheblich geringer erscheinen als mir, weil es nach seiner Meinung die zwei von mir unterschiedenen und charakterisirten Arten der Entwickelung: die typische und atypische, gar nicht giebt, sondern weil nach ihm nur eine Art der Entwickelung existirt. Aber gerade die zwei verschiedenen Entwickelungsarten sind es, welche uns die Schlüsse vom Experiment auf das normale Geschehen erschweren. Zum Glück sind aber, wie erwähnt wurde, bei den höheren Thieren die Leistungen der atypischen Entwickelung sehr gering, wesshalb den an diesen, z. B. schon den am Frosche angestellten Experimenten in mancher Hinsicht der Vorzug vor den an niederen Thieren (Seeigeln) angestellten

Versuchen zu geben ist; eine Sachlage, die noch jetzt von vielen Autoren nicht genügend gewürdigt wird.

An Hertwig und einige andere Forscher waren dann die folgenden Worte gerichtet (2, pag. 23):

»Die am wenigsten fruchtbare Art, Entwickelungsmechanik zu treiben, ist es aber wohl, jetzt am Anfange exakter bezüglicher Forschungen auf Grund des geringen Thatsachenmaterials sich bereits in ausgedehnten und zahlreichen Abhandlungen über die Leistungen unseres Erkenntnisvermögens auf diesem Gebiete sowie über den Antheil entgegengesetzter Gestaltungsprincipien (Evolution, Epigenesis) an den Entwickelungsvorgängen zu ergehen.

»Wohl war es zum Eindringen in die vorliegenden Probleme nöthig, die alten Gegensätze der Evolution und Epigenesis in vertiefter Weise zu begründen und sie aufs Neue aufzustellen (s. 1, Bd. II. pag. 5), aber nicht behufs endloser theoretischer Erörterungen, sondern um als Unterlage für exakte Forschungen zu dienen. Immerhin ist es noch als nützlich zu bezeichnen, dass danach versucht worden ist, für jede der möglichen Auffassungen das zu ihrer Stütze geeignete Thatsachenmaterial zusammenzustellen. Fortgesetzte Diskussionen aber, sowie die vorzeitige Abgabe und Vertretung abschließender, einseitiger Urtheile über diese noch unbekannten Verhältnisse können die junge causale Richtung nur in ihrem Ansehen schädigen und ziehen außerdem die ohnehin noch spärlichen, ihr sich widmenden Kräfte von fruchtbarerer Thätigkeit ab.

»Die bisherigen Richtungen der Biologie: die beschreibende Zoologie, Anatomie und Embryologie sowie die Physiologie stellen die unerlässlichen Vorbedingungen der Entwickelungsmechanik dar; denn sie lehren uns die Thatsachen an Formen und Vorgängen, deren ursächliche Erklärung die Aufgabe der letzteren ist.

»Auf Grund der ‚Formvergleichung' produciren aber Anatomie und Embryologie auch causale Erkenntnis, welche so weit geht, als die Vergleichung das Experiment zu ersetzen vermag.

»Es sind oben die logischen Gründe dargelegt worden, aus denen sich ergiebt, dass dieser Ersatz kein vollkommener sein kann. Immerhin ermitteln sowohl die vergleichende Anatomie, wie die vergleichende Embryologie viele gestaltende Beziehungen unter den Theilen der Organismen, welchen, sofern sie auf genügend mannigfachem Beobachtungsmaterial beruhen, zur vollen Gewissheit nur noch der

direkte Beweis durch das künstliche oder natürliche Experiment fehlt. *So weit diese Disciplinen ursächliche Erkenntnis zu Tage fördern, so weit sind sie selber Entwickelungsmechanik; und da sie dies in ausgiebigem Maße thun und gethan haben, so stellen sie nur historisch von letzterer gesonderte Disciplinen dar* (2, pag. 24).

»Die Entwickelungsmechanik wird als die Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen dereinst die gemeinsame Grundlage aller anderen biologischen Disciplinen abgeben und, in steter Symbiose mit ihnen, einen hervorragenden Antheil an der Lösung der Probleme des Lebens nehmen (2, pag. 38).

## IIb. Besprechung der Einwendungen O. Hertwig's und eines Bedenkens O. Bütschli's gegen diese Methodik.

Da wir im ersten Abschnitt gesehen haben, dass Hertwig das Wesentliche, das Neue unseres Programms gar nicht erkannt hat, weil es auf einer Denkweise beruht, die heterogen von der seinigen ist, so erscheint es selbstverständlich, dass wir nach seiner Auffassung auch keiner besonderen Methodik benöthigen. Er beabsichtigt nun außerdem noch darzulegen, dass wir auch keine besondere Methodik haben, was die Leser der vorstehenden Rekapitulation wohl etwas überraschen wird. Seine Auffassung erklärt sich einfach dadurch, dass er auch in dieser Hinsicht wieder das Wesentliche unserer Ansichten, als seinem Denken heterogen, gar nicht appercipirt hat. Er schreibt zwar in den wörtlichen Citaten das Wort analytisches causales Experiment mit ab, geht aber an keiner Stelle auf dieses wesentliche Moment mit einer Silbe ein. Wie sollte auch Jemand, für den es keine gestaltend wirkenden Kräfte und Kräftekombinationen giebt (s. oben pag. 58), und für welchen diese Kombinationen daher auch nicht in die einfachen, elementaren gestaltenden Kräfte zerlegbar sind, die Gestaltungen selber denkend causal analysiren und die so gewonnenen Hypothesen durch analytische Experimente prüfen können?

Die Methodik der Entwickelungsmechanik besteht nach dem in extenso Berichteten kurz bezeichnet: erstens in der Zusammenfassung aller causale Erkenntnis und der die nöthigen Vorkenntnisse gewährenden biologischen Disciplinen: der deskriptiven Anatomie und Entwickelungsgeschichte, der Zoologie, der vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwickelungsgeschichte, ferner mancher Theile der Physiologie, besonders aber der Pathologie, Chirurgie, Orthopädie etc., und zweitens in der konsequenten Anwendung einer

besonderen Art des Experiments auf die Probleme der Ursachen der normalen Gestaltungen der Organismen: des causal-analytischen morphologischen Experiments.

Leider steht die Gesammtheit dieser Kenntnisse und Leistungen nirgend in Personalunion; und es kann daher nur durch das Zusammenwirken vieler Autoren diese nöthige Gesammtheit, diese Zusammenfassung producirt werden; und es ist ein wenn auch bis jetzt in Folge Mangels an Referenten noch nicht erreichter Hauptzweck des Archivs für Entwickelungsmechanik, durch Referate auch eine lokale Vereinigung alles Dessen, was diesen so verschiedenen Gebieten zu entlehnen ist, abzugeben.

Hertwig citirt zunächst als Motto unsere Bemerkung:

»Die Universalmethode des causalen Anatomen wird ebenso wenig die Anwendung des Messers wie des Farbstoffes oder des Maßes, sondern einzig die Geistesanatomie, das analytische, causale Denken sein.«

Er kritisirt diese Äußerung durch die Bemerkung:

»Was dieser sonderbare Ausdruck ,Geistesanatomie' bedeuten soll, entzieht sich unserem Verständnis; denn wie soll eine Zergliederung des Geistes eine Methode sein, um unsere Erkenntnis der Ursachen des organischen Entwickelungsprocesses zu fördern?«

Der Genitivus auctoris ist Hertwig also nicht bekannt. Nach dieser Interpretation würde der gleich danach von ihm selber gebrauchte Ausdruck: »Messeranatomen« somit Anatomen bezeichnen, die das Messer zerlegen; also die Messer- und Scherenschleifer[1]).

Volksstimme bedeutet also nach Hertwig nicht die Stimme, welche vom Volke ausgeht, sondern eine Stimme, welche zum Volke spricht, Zellwachsthum bedeutet, dass die Zelle passiv vergrößert wird, statt dass sie diese Thätigkeit selber ausübt, Zellwanderung, dass die Zelle durch etwas Anderes fortbewegt wird.

Hertwig erklärt dann pag. 65 nur für die Erforschung der anorganischen Natur das Experiment für »nöthig«, weil diese sich, wie er meint, so wenig verändert, indem sie verhältnismäßig unveränderlich ist, und weil die Dinge nur, so weit sie sich verändern, Gegenstand causaler Erkenntnis sein können.

Anders ist dies bei der organischen Natur. Da diese sich fortwährend verändert, so ist es nach ihm nicht nöthig, die Ver-

[1] Solcher Deutungen meiner Worte bringt Hertwig mehrere; wir begnügen uns mit der Reproduktion dieser einen Probe, da wir glauben, dass er den guten Geschmack des biologischen Publikums zu gering beurtheilt.

änderungen zum Zweck causaler Untersuchung erst künstlich hervorzurufen. Er sagt wörtlich (pag. 66):

»**Im Organismenreich ist es gar nicht nothwendig, erst einen spröden Stoff durch das Experiment gewaltsam zu ,Veränderungen' zu zwingen: man braucht ,nur' die Veränderungen, die der Lebensprocess selbst am Körper von Pflanzen und Thieren fortwährend hervorruft, zu ,beobachten' und ,in ihren ursächlichen Zusammenhängen zu begreifen'.** Daher ,kann' die Biologie in ausgedehnterem Maße eine **,nur unmittelbar beobachtende'** Wissenschaft sein. Auch ohne Experiment fehlt es ihr nie an würdigen Gegenständen zur Erforschung.«

Seine Auffassung wird noch deutlicher durch die diesem Passus folgende Äußerung (pag. 67):

»**Im Entwickelungsprocess eines Thieres legt die Natur dem Forscher ihre Geheimnisse ,offen'** vor, bietet ihm eine Quelle unermesslicher Erkenntnis, die nicht erst durch das Experiment erschlossen zu werden braucht.«

Darüber sind wir nun freilich der entgegengesetzten Ansicht: Wir sagen:

Im sichtbaren Entwickelungsprocess eines Thieres legt die Natur dem Forscher nur die **Resultate** ihrer verborgensten geheimnisvollsten Vorgänge vor, deren Erkenntnis zum größten Theil nur durch das künstliche Experiment in Kombination mit dem Naturexperiment erschlossen werden kann.

Hertwig meint weiterhin (pag. 68): »Man vergesse nicht, dass das Experiment nur ein Hilfsmittel der Beobachtung bildet und keineswegs den zahlreichen anderen Hilfsmitteln überlegen ist, mit denen der Naturforscher zählend, wägend und messend, vergrößernd und zerlegend in die Erscheinungswelt tiefer einzudringen sucht.«

Meine Leser wissen, dass ich für das Allgemeine der Forschung diesem Satze zustimme, dass aber für exakte causale Erkenntnis ich dem Experiment den Vorzug vor allen anderen Hilfsmitteln zuerkenne, ohne letztere desshalb für entbehrlich zu halten; freilich gebührt dieser Vorzug nur einer besonderen Art des Experiments, welche Hertwig in ihrer Besonderheit ganz entgangen ist: dem analytischen causalen Experiment.

Übrigens ist es selbstverständlich, dass ein Autor, der sich mit der Erforschung bloß der allgemeinsten unbestimmtesten Causalzusammenhänge zufrieden giebt, des Experiments nur in viel geringerem

Umfange benöthigt, als derjenige, welcher, wie wir, die speciellen Ursachen des einzelnen Geschehens etc. ermitteln möchte. Bei seinen geringen causalen Ansprüchen braucht HERTWIG in der That das Experiment nicht als die causale Forschungsmethode κατ' ἐξοχήν aufzufassen.

Übrigens erkennt der Autor an, dass manches biologische Geschehen durch das Experiment erforscht werden könne; indess beschränkt er dieses Anerkenntnis durch die Ansicht (pag. 74): »Experimentelle Eingriffe in den Entwickelungsgang liefern im Großen und Ganzen nur Material zur Pathologie der Entwickelung; sie tragen so namentlich zur Erklärung der durch natürliche Zufälligkeiten erzeugten Missbildungen bei. Dagegen müssen wir entschieden in Abrede stellen, dass das Experiment das erfolgreichste Mittel für eine causale Erklärung des normalen Entwickelungsprocesses sein soll.«

(Pag. 77.) »Die ‚normale' Entwickelung will durch sich selbst erklärt werden und nicht durch Artefacte und Monstrositäten. Wenn daher das Studium der normalen Entwickelung zu anderen Ergebnissen führt, als das Studium der Missbildungen, so liegt die größere Beweiskraft auf der Seite des ersteren.«

(Pag. 78.) »Warum aber die Thatsache, welche das von Menschen künstlich oval geformte Ei lehrt, lehrreicher sein und einen beweiskräftigeren Schluss gestatten soll, als die Thatsachen, welche die Natur uns lehrt, indem sie den Eiern verschiedener Thierarten ungleiche Formen und manchen auch eine ovale Form gab, kann ich nicht einsehen. Mir ist die Natur ein wenigstens ebenso zuverlässiger Lehrmeister als der experimentirende Anatom. Ich möchte sogar dem Verfahren der Natur, welches uns in den verschiedenen, sich gegenseitig ergänzenden Naturobjekten und ihren Veränderungen entgegentritt, weil es stets absolut gleichartig ausfällt (? Ref.) und die strengste Gesetzmäßigkeit zeigt, einen höheren Werth als den menschlichen Experimenten beilegen, deren Ergebnisse immer geringe Variationen darbieten.«

Da wir diese Frage früher schon wiederholt behandelt und die Gründe unserer Auffassung ausführlich dargelegt haben, bitte ich die Leser die bezüglichen Stellen auf den vorstehenden pagg. 87, 91, 96, besonders 99 nochmals nachzulesen.

(Pag. 80.) »Es giebt gewiss viele Fragen, denen man nur mit Hilfe des Experiments auch in der Biologie näher treten kann; diesen aber einen höheren Erkenntniswerth beizumessen,

als Fragen, auf welche uns schon ‚die Beobachtung der (scil. normal gestaltenden, Ref.) Natur' mit anderen Methoden Auskunft giebt, liegt kein logischer Grund vor. Die Art des Hilfsmittels, mit welchem eine Entdeckung gemacht wird, entscheidet nicht über ihren größeren oder geringeren Erkenntniswerth.«

Sofern die »Entdeckung« wirklich sicher gemacht ist, trifft Letzteres zu. Nur giebt es eben sehr viele Fragen, und sie bilden gerade die Mehrzahl der uns angehenden, auf welche die »Beobachtung der Natur«, das soll heißen des normalen Bildungsgeschehens, eben keine bestimmte sichere Auskunft giebt, während wir doch eine solche wünschen und sie auch in einer bis jetzt noch gar nicht zu übersehenden Zahl von Fällen mit Hilfe des analytischen Experiments erzwingen können. Es ist kein Hinderungsgrund, dass dazu oft eine ganze Reihe »verschiedenartiger« Versuche nöthig sein wird.

Der Autor führt ferner aus, dass man bei der Untersuchung eines Gegenstandes, z. B. einer Fabrik, mit dem Experiment allein nichts ausrichten kann, dass zuerst möglichst genaue Kenntnis des Baues nöthig ist etc.: Es sind dies bereits von anderen Autoren wie von mir geäußerte Selbstverständlichkeiten, die aber hier als gegen mich gerichtete Neuheiten vorgetragen werden.

Ebenso erwähnt Hertwig die oben von mir rekapitulirten sowie lange vor mir schon von verschiedenen Autoren betonten besonderen Schwierigkeiten der Deutung des biologischen Experiments.

Ihm eigen ist dagegen erstens, dass er aus diesen Schwierigkeiten keinen Ausweg findet und desshalb dem Experiment den größten Theil seines Werthes abspricht, und zweitens der Satz, dass man aus dem Experiment am Organismus keine Schlüsse auf das »normale« Bildungsgeschehen ziehen, sondern aus ihnen nur das Entstehen von Missbildungen erklären könne.

O. Schultze hat schon lange vor Hertwig diesen letzteren Einwand erhoben; und meine oben (pag. 93) reproducirte Darlegung von der Nothwendigkeit der Anwendung mehrfacher verschiedenartiger Versuche zur Erforschung desselben Vorganges bezog sich auf die Ausführungen dieses Autors; derselbe hat den gleichen Einwand auch neuerdings noch auf dem Anatomenkongress zu Berlin vertreten (Verhandlgn. 1896. pag. 126).

In anderer Form hat ein ähnliches Bedenken O. Bütschli (3) geäußert, indem er sagte:

»Ob zwar gerade das Streben der Entwickelungsmechanik, den Entwickelungsgang durch Einführung neuer Reize zu beeinflussen, das gewünschte Resultat herbeiführen wird, scheint mir etwas zweifelhaft, indem hierdurch eine noch größere Komplikation geschaffen wird, aus der erfolgreiche Schlüsse doch meist nur dann gezogen werden könnten, wenn die Mechanik des normalen Entwickelungsganges in den Grundzügen bekannt wäre. Letztere daher möglichst aufzuklären, erschiene mir das vor Allem erstrebenswerthe Ziel.«

Dagegen möchten wir daran erinnern, dass unsere Experimente nicht immer in Einführung neuer Reize bestehen, und dass durch das Experiment am Lebenden auch nicht immer eine noch größere Komplikation geschaffen wird; so bei Elimination von einem oder mehreren Faktoren (z. B. Tödtung einer Furchungszelle), sofern dadurch nicht regulatorische Wirkungen ausgelöst werden.

Aber auch wenn wir durch das Experiment am Lebenden immer nur erst noch größere Komplikationen schaffen würden, so könnten wir desselben doch auch schon von vorn herein nicht entbehren, um »die Mechanik des normalen Entwickelungsganges in den Grundzügen zu ermitteln«. Um uns diesem, wie Bütschli zutreffend sagt: vor Allem erstrebenswerthen Ziele zu nähern, bedarf es nach unserer Meinung eben durchaus der Experimente am lebenden Organismus.

Denn der andere, von Bütschli selber u. A. eingeschlagene experimentelle Weg: der künstlichen Nachahmung organischer Vorgänge und Gestalten mit anorganischem Materiale, ist, wie ich gelegentlich einiger eigenen solchen Versuche (1, Bd. II. pag. 35 und 10, pag. 40) dargethan habe, für sich allein, also ohne die Ergänzung durch das Experiment am lebenden Organismus, zu causalen Ableitungen organischer Gestaltungen im Allgemeinen wenig sicher und erscheint mehr nur von heuristischem Werthe; ganz abgesehen davon, dass dieser Weg überhaupt nur auf sehr beschränktem Gebiete zu Erfolgen führt. Es ist mir nicht bekannt, ob Bütschli sich bei seinen Worten diesen Weg als Ersatz des Experiments am Lebenden gedacht hat; ich vermuthe es nur, einerseits weil wir gerade ihm auf diesem Wege eine Anzahl sehr wichtiger und die Anwendung auf das organische Geschehen (auf die Protoplasmabewegung und -Gestaltung) in der That sehr nahelegender Ergebnisse (12) verdanken; und andererseits, weil er selber früher (s. oben pag. 79) das Unzureichende der allein durch Vergleichung des Normalen gewonnenen ursächlichen Erkenntnis

derart betont hat, dass bei Ausschließung auch des Experiments am Lebenden kein anderer Weg causaler Forschung verbleibt.

Wissen wir auch nicht, ob Bütschli seinen Ausspruch also gemeint hat, so stellt doch diese Art des Experimentes trotz des ihr anhaftenden Mangels ein wichtiges Hilfsmittel der causalen Erforschung der Organismen dar. Wir haben daher die mögliche Verwerthung derselben hier mit zu erörtern.

### IIe. Über die Verwendung des »anorganischen« Experiments zu Schlüssen auf die Ursachen »organischer« Gestaltungen.

Die bereits von M. Traube (13) im Jahre 1867 mit Glück zur Herstellung seiner angeblichen »künstlichen Zelle« angewandte Art des Versuches ist im letzten Decennium aufs Neue und mit Ausdauer und entsprechend weitgehendem Erfolge in Verwendung gezogen worden, um Aufklärung über die Ursachen einfacherer allgemeinerer organischer Gestaltungsvorgänge zu gewinnen. Diese Methode besteht in der künstlichen Hervorbringung von den organischen möglichst ähnlichen Gestaltungen durch rein anorganische Wirkungen. Mit anderen Worten ist es der Versuch, den organischen möglichst ähnliche Gestaltungen und Vorgänge durch anorganische Kräfte sich selber bilden zu lassen (s. 10, pag. 72). Wir erinnern an die schönen Experimente von G. Berthold (14), O. Bütschli, G. Quincke (15) über dem Protoplasma ähnliche Struktur an Massen, die sogar mit den Protoplasmabewegungen sehr ähnliche Bewegungen zeigen; ferner an meine Selbstkopulation von Tropfen (1, Bd. II. pag. 34), an M. Heidenhain's Modell der Zelltheilung (16), an Rhumbler's bezügliche Versuche (17), ferner an meine künstliche Bildung der verschiedenen Furchungsschemata aus Öltropfen (10) u. A.

Der Vorzug dieser Versuche besteht darin, dass wir die gestaltenden Kräfte hierbei von der Physik und Chemie her kennen, oder sie doch relativ leicht ermitteln können; der Nachtheil aber ist der, dass es selbst bei sehr vollkommener Übereinstimmung der anorganischen mit den organischen Gestaltungen doch überaus schwer ist, von den Ursachen des anorganischen Geschehens mit Sicherheit auf diejenigen des organischen Geschehens zu schließen. Ich sagte daher in dieser Hinsicht, nachdem ich in einer Specialuntersuchung eine auffallende Übereinstimmung zwischen der Anordnung und Gestaltung koncentrisch zusammengepresster Öltropfen mit den typischen oder als Variationen auftretenden Anordnungen und Gestaltungen von Furchungszellen der Eier des Frosches und

vieler anderer Thiere erwiesen hatte (10, pag. 40): Es liegt uns nun ob, zu ermitteln, wie weit diese Übereinstimmung der Gestaltungen auf einer Übereinstimmung der Ursachen beruht.

Da über solche Schlüsse wiederholt Unklarheit zu Tage getreten war, so wurde der hier im Speciellen vorliegenden und durch besondere Experimente am lebenden Objekt zum Theil gelösten Aufgabe eine allgemeiner gehaltene Einleitung vorausgeschickt, die hier noch Platz finden möge (10, pag. 40—42).

»Es muss unser Bestreben sein, das organische Geschehen nicht bloß auf denkbare, möglich erscheinende oder wahrscheinliche, auch nicht nur auf einfachste Ursachen, sondern auf seine wirklichen Ursachen zurückzuführen.

»Daher ist es nach der Erkenntnis einer ‚möglicherweise‘ betheiligten Komponente, nach dem Nachweise, dass sie solche gestaltenden Wirkungen, wie sie in dem untersuchten organischen Geschehen vorliegen, hervorzubringen vermag, stets unsere zweite, meist schwierigere, aber auch weit wichtigere Aufgabe, zu ermitteln, ob diese Ursache in den von uns studirten organischen Gestaltungsvorgängen auch die thatsächlich ‚wirksame‘ ist.

»Ohne diesen Nachweis haben unsere Ableitungen bloß den Werth von Vermuthungen. Wenn wir solche Vermuthungen mit Gewissheiten verwechseln und mehrere derartige Schlüsse auf einander setzen, so errichten wir ein Phantasiegebäude, welches von der Gefahr bedroht ist, bei der ersten genauen empirischen Prüfung zusammenzufallen.

»Diese Sachlage wird zur Zeit von manchen Biologen causalen Strebens nicht genügend gewürdigt.

»Wenn z. B. gezeigt worden ist, dass eine anorganische Komponente ähnliche oder anscheinend gleiche Wirkungen hervorzubringen vermag, als sie im Bereiche organischen Geschehens beobachtet werden, so wird von Manchem ohne Weiteres, von Anderen ohne genügende Prüfung, angenommen oder gar behauptet, diese Komponente sei auch die wirkliche Ursache der ähnlichen organischen Gestaltungen. Auf die Unzulässigkeit solcher Folgerungen habe ich wiederholt hingewiesen (1, Bd. II. pag. 33, 93, 1019), jedoch ohne den gewünschten Erfolg; denn man fährt fort auf Grund einiger formaler Ähnlichkeiten Identitäten der Ursachen zu folgern; und doch vermögen sehr verschiedene Ursachen

anscheinend denselben Effekt hervorzubringen; und das organische Geschehen ist meist so komplicirt, dass wir seine Komponenten noch nicht annähernd zu überschauen vermögen.

»*Da ein weiteres Beharren in solchem Vorgehen die junge, causale Richtung der Biologie sowohl in ihren Leistungen wie in ihrem Ansehen aufs Schwerste schädigen muss, so sei hier aufs Neue auf die Mängel dieses Verfahrens hingewiesen.*

»Ehe aus der Ähnlichkeit der Wirkungen einer anorganischen Komponente mit organischen Gestaltungen mit Sicherheit auf eine Identität der Ursachen geschlossen werden darf, sind noch zweierlei Nachweise zu erbringen.

»Erstens der Nachweis der wirklichen Übereinstimmung in allen besonderen, d. h. für die angenommenen Ursachen charakteristischen Wirkungen bis in die Merkmale zweiter und ev. dritter Ordnung. Diese Übereinstimmung ist nicht nur in normalen Verhältnissen, sondern besonders auch in anderen, von uns experimentell hervorgebrachten Verhältnissen, in denen die Wirkung der angenommenen Komponente abgeschwächt oder verstärkt sein müsste, zu prüfen.

»Zweitens ist der Nachweis des Bestehens der sogenannten ‚Vorbedingungen' der entsprechenden Wirkung dieser Komponente, also richtiger bezeichnet, der Nachweis des Vorhandenseins auch der anderen Komponenten, die zur bezüglichen Wirkung der ins Auge gefassten ‚Hauptursache' mit nöthig sind, zu erbringen.

»Somit ist die gleichzeitige Erforschung mehrerer Komponenten nöthig, da die organischen Gestaltungsvorgänge meist durch mehrere Komponenten bedingt sind.

»Da ferner die Wirkung der einen Komponente durch andere Komponenten alterirt und erstere so der charakteristischen Merkmale ihres Einzelwirkens oder ihres vorherrschenden Wirkens beraubt werden kann, und daher solches Wirken nur da oder dort theilweise zum Vorschein kommt, wir aber alle Ursachen zu ermitteln streben, so liegt wiederum Veranlassung vor, gleichzeitig nach zwei oder mehr Ursachen zu forschen.

»Da dies oft auf direktem Wege nicht in genügendem Maße möglich ist, so ist zum Ersatz weiterhin zu prüfen, ob nicht andere Faktoren ebenso weit die gleichen Wirkungen hervorbringen können, als von uns die thatsächliche Übereinstimmung der beiderseitigen Erscheinungen festgestellt wurde. Erscheint dies möglich, dann ist nach den nothwendig unterscheidenden

Merkmalen der Wirkung dieser beiderlei Faktoren zu suchen, sei es im normalen Geschehen, sei es auf experimentellem Wege.

»Ist es nicht möglich, diese Nachweise in genügendem Maße zu erbringen, sind sie also nicht genügend erbracht, so müssen wir uns gegenwärtig halten, dass auch der Schluss auf die angenommenen Ursachen ein noch unsicherer, unzuverlässiger ist; und wir haben ihn so lange als solchen mit entsprechender Vorsicht und Beschränkung zu verwerthen, bis durch weitere, oft auf scheinbar ganz entlegenen Gebieten gemachte Beobachtungen, neue genügende Sicherungen gewonnen sind.

»Diese Unsicherheit wird jetzt, beim Beginne exakter causaler Untersuchungen auf dem Gebiete der Zoobiologie lange Zeit den meisten unserer causalen Ableitungen anhaften; und wir werden in Folge der überaus großen Komplicirtheit des organischen Geschehens überhaupt zunächst erst einmal eine größere Anzahl von causalen Erfahrungen erwerben müssen, ehe wir durch die gegenseitige Kontrolle und Stütze dieser Erfahrungen zu einiger Sicherheit in unseren Ableitungen gelangen.«

Nachdem wir dann durch besondere Experimente am lebenden Material erkannt hatten, dass trotz bester Übereinstimmung der von uns aus Öltropfen hervorgebrachten Konfigurationen mit den beim Froschei beobachteten Furchungsschematen gleichwohl im Ei zu einem wesentlichen Theil andere Ursachen diese Konfiguration bestimmen, und nach Anführung ähnlicher Beispiele schließen wir mit der Folgerung (10, pag. 72):

»Gleichwohl haben die hier angestellten »anorganischen« Experimente auch ein positiv nützliches Ergebnis geliefert, in so fern wir erst durch den genauen Vergleich der anorganischen mit den ähnlichen organischen Gestaltungen die Eigenschaften der letzteren genau genug erkannten, um zu richtigeren Schlüssen über die nächsten Ursachen dieser Gestaltungen befähigt zu werden. Dies wird sich auch in vielen anderen Fällen als der erste Nutzen solcher ‚anorganischer' Versuche erweisen.«

Damit ist wohl diese Sachlage gekennzeichnet und der Weg zu einer allmählich von Irrthümern frei werdenden Verwendung dieser Art des Experiments genügend angedeutet.

### IId. Zulässigkeit und Bedingungen des Schlusses vom morphologischen Experiment am »lebenden« Organismus auf das »normale« Gestaltungsgeschehen.

Um die Schwierigkeiten, die der richtigen Deutung des am lebenden Organismus angestellten causal-morphologischen Experiments entgegenstehen, zu überwinden, wurde früher schon ein Mittel an die Hand gegeben (s. o. pag. 93), das in der Anwendung *verschiedenartiger* Experimente zur Ermittelung und Prüfung *derselben* Frage besteht. Es wurde dies an einem Beispiel mit drei verschiedenen Experimenten dargethan, von denen HERTWIG jedoch bloß das *eine* Experiment erwähnte, so dass es fälschlich scheint, als hätte ich dies Experiment für sich allein als die feste Grundlage des Urtheils bezeichnet.

Während dieser Autor wegen der Schwierigkeiten der Deutung des Experiments am Lebenden diesem Hilfsmittel nur geringen Werth beilegt, geschieht meinerseits trotz derselben das Gegentheil; ich sehe gar nicht mit Sorge oder Resignation auf diese Schwierigkeiten, zumal da bereits andere biologische Disciplinen wie die Physiologie und die experimentelle Pathologie sie erfolgreich zu bekämpfen gelernt haben. *Allein den Forschern auf dem Gebiete der »normalen« Morphologie sind diese Schwierigkeiten neu* und schrecken, wie es scheint, die noch nicht mit ihnen Vertrauten ab.

Auf dem Gebiete der anorganischen Forschungen waren früher ähnliche, zum Theil nicht geringere Schwierigkeiten zu überwinden; und dies ist mit gutem Erfolg geschehen. Man denke an die ersten Analysen und Synthesen der Chemiker resp. der Alchemisten. Das streng *analytische Denken* und das entsprechende Experiment haben, nachdem man einmal bis zu dieser Methode fortgeschritten war, rasch Klarheit in dies Chaos gebracht. Obschon uns unsere Sinne nur *Schein* zuführen, der absolut verschieden ist von dem wirklichen Geschehen, haben wir doch auf diese Weise ermittelt, dass z. B. die rothe Farbe an sich gar nicht Roth ist, sondern dass sie Schwingungen von 625—800 $\mu\mu$ Länge darstellt. Das ist wohl ein herrlicher, durch *Kombination verschiedenartiger Experimente* gewonnener Triumph. Da wir Biologen das organische Geschehen bloß auf die von den Physikern und Chemikern *bereits ermittelten* Wirkungsweisen resp. auf die ihnen supponirten Kräfte zurückführen wollen, so ist also wenigstens *in dieser Hinsicht* die Aufgabe für uns einfacher.

Freilich haben wir in anderer Hinsicht viel größere Schwierigkeiten vor uns, da wir sehr häufig einen noch geschlossenen Komplex unübersehbar mannigfaltiger Wirkungsweisen zu bearbeiten haben, den wir nicht in einzelne Komponenten zerlegen können, ja aus dem wir nicht einmal wie der Physiker eine Komponente isoliren und allein zur Prüfung verwenden können; wohl aber können wir in manchen Fällen eine Komponente oder eine Gruppe von Komponenten allein alteriren und auf diese Weise in ihren Wirkungen erforschen.

Dem entsprechend habe ich mich früher folgendermaßen geäußert: So weit die Ontogenese Selbstdifferenzirung der einzelnen Zelltheile ist, so weit bildet sie geschlossene Komplexe, welche wir wohl nur wenig erforschen können; so weit aber differenzirende Wechselwirkungen zwischen Zellen und Zellkomplexen, oder auch nur zwischen den Zelltheilen, die von uns gesonderten Veränderungen unterworfen werden können, wie Zellleib, Zellkern und Centrosoma an der Entwickelung Antheil nehmen, so weit vermögen wir zunächst diese differenzirenden Wirkungsweisen zu erforschen. Das betrifft z. B. manche Ursachen der Wachsthumsanregung, also der Wachsthumsgröße, ferner der Wachsthumsrichtung der Zellen, der Zellenwanderung, Zellengestaltung, gestaltender Wirkungen zwischen Zellleib und Zellkern, sowie zwischen dem Centrosoma und den beiden anderen genannten Zelltheilen etc.

Aber es ist nun behauptet worden, dass man **aus dem Experiment am Lebenden überhaupt nicht auf das »normale« Geschehen schliefsen könne**, einmal weil man durch das Experiment »abnorme« Verhältnisse setze, also pathologische Reaktionen erhalte [O. Schultze, Hertwig]; zweitens, weil die Organismen inkonstant reagiren, indem in gleicher Weise beeinflusste Individuen von gleicher Entwickelungsstufe und derselben Species verschiedene Resultate ergäben [Driesch (18), Hertwig (pag. 71 u. 72)].

Um mit dem letzteren Einwande zu beginnen, so kann uns der Umstand, dass bei biologischen Versuchen sehr oft scheinbar in gleicher Weise angestellte Experimente verschiedene Resultate ergeben, nicht veranlassen, das Experimentiren einzustellen, sondern nur es zu verbessern.

Dieses Ergebnis ist auch keineswegs dem Experiment am Lebenden eigenthümlich, sondern es kommt bei physikalischen Experimenten häufig in gleicher Weise vor; aber dem einsichtigen, dem sogenannten »guten« Experimentator gelingen seine Experimente,

weil er die vielen kleinen Nebenumstände, die zum Gelingen nöthig sind, zu ermitteln und auch die störenden Momente fern zu halten versteht.

Das ist schon jetzt bei vielen biologischen Versuchen gleichfalls möglich, wenn auch meist viel schwieriger zu erreichen; es wird successive bei immer mehr Versuchen gelingen. Jetzt können wir schon nach Belieben aus einem halben Froschei einen halben oder einen ganzen Embryo machen, und zwar letzteres auf zwei ganz verschiedene Weisen: entweder nachträglich aus einem halben Embryo den ganzen oder sogleich von vorn herein.

Die Physiologen, Pathologen und Pharmakologen lassen sich durch diese Komplikationen nicht abhalten; sie sind, wenn sie etwas ganz Neues erforschen wollen, darauf gefasst, dass sie erst eine große Reihe erster Orientirungsversuche machen müssen, ehe sie dahin gelangen, ihre specielle Absicht mit Erfolg ausführen zu können.

Es ist auch keine neue Einsicht, dass die Individuen derselben Art einander nicht ganz gleich sind, und dass auch ihre Reaktionen auf dieselben äußeren Agentien, wie Kälte, Hitze, gleiche Nahrungs- und Arzneimittel oft erheblich verschieden sind. Dies hat aber zunächst für »unsere« Forschungen kaum eine Bedeutung; denn um so specielle Dinge handelt es sich bei unseren Aufgaben vorläufig nicht; sondern nur um das Allerallgemeinste, um die gestaltenden Wirkungsweisen, welche kleine oder auch große Theile des Körpers auf einander ausüben. Wir stehen ja, von HERTWIG abgesehen, dem »die Natur in dem Entwickelungsprocess eines Thieres ihre Geheimnisse ‚offen' vorlegt«, jetzt erst am Anfange exacter causaler Erkenntnis organischer Gestaltungen, und haben daher nur nach dem Allgemeinen zu streben, also nach einer ersten Übersicht der Arten des Geschehens wie sie den Inhalt der »allgemeinen Entwickelungsmechanik« bilden können. Später, beim Ausbau einer »speciellen Entwickelungsmechanik« mag man sich auch um die feineren qualitativen sowie um die quantitativen Verschiedenheiten des Wirkens, welche die besondere Individualität bedingen, kümmern. Dann werden unsere Nachfolger aber auch bereits über die Wirkungsweisen im Allgemeinen schon mehr unterrichtet sein.

Die Aufgabe, die vor uns liegt, ist ähnlich der Interpretation eines großen Geisteswerkes z. B. der Bibel: man muss erst das Ganze annähernd überblicken, um ein richtiges Verständnis des

Einzelnen zu gewinnen; von jeder neuen Einsicht in das Einzelne aber wird auch wieder die Auffassung des Ganzen beeinflusst und alterirt.

So wird auch in der Entwickelungsmechanik oft die vielleicht bereits für feststehend angenommene Deutung vieler früherer Versuche durch das Ergebnis eines neuen Experiments wieder in Zweifel gezogen werden; und es muss eine neue geistige, oft auch experimentelle Nachprüfung der bereits für sicher gehaltenen Schlüsse stattfinden. So werden wir durch fortwährende gegenseitige Berichtigungen, wenn auch immer von Irrthum umfangen, uns doch im Großen und Ganzen stetig der Wahrheit nähern. Dies nur ist erreichbares Ziel, nicht aber die reine, absolute Wahrheit selber:

»Im Weiterschreiten find' er Qual und Glück,
Er, unbefriedigt jeden Augenblick.«

In diesem zunächst zu erforschenden Hauptsächlichsten des Geschehens müssen die Eier und Embryonen derselben Art und Entwickelungsstufe sich in gleicher Weise verhalten, sofern sie in gleicher Weise beeinflusst werden. Letzteres ist aber bisher oft nicht der Fall gewesen. Eier, deren eine der beiden ersten Furchungszellen durch Schütteln, also durch zahlreiche in verschiedenen Richtungen wirkende Stöße zerstört war, wurden für gleich beeinflusst angesehen, wie Eier, denen die eine Zelle durch Anstich getödtet worden war; die überlebenden Zellen solcher Eier wurden für einander gleich gehalten, obschon im ersten Falle die Zelle durch zahlreiche Stöße in ihrer Gestalt und in ihrem Innern alterirt war, während im anderen Fall mechanische Insulte fast fehlten. Wenn bei einigen Thieren trotzdem in beiden Fällen dasselbe Resultat sich ergab, um so besser; dann war es ein Beweis dafür, dass bei diesen Thieren diese Verschiedenheit der Einwirkung nicht von gestaltender Bedeutung wurde, dass bloß die Isolation das Bestimmende war. Bei anderen Thieren aber ergaben sich bei diesen beiderlei Behandlungen sehr verschiedene Resultate; ja sogar bei ein und derselben Behandlung bloß durch Schütteln erhielt man verschiedene Resultate: Waren wirklich in diesen letzteren Fällen die Insulte der verschieden reagirenden Eier gleich gewesen? Wer kann das behaupten? Man hat auch Eier, die in einer Schale in mehreren Lagen dicht gedrängt über einander lagen, als in gleicher Weise durch Luftmangel beeinflusst angesehen, obschon doch die oberen Schichten mehr Luft erhielten als die unteren; dann wurde (18) aus der Verschiedenheit der Reaktionen geschlossen, dass überhaupt die Art der Reaktion nicht von der Art des Eingriffes abhängig sei, da bei gleicher

Einwirkung so verschiedene Reaktionen stattfänden. Es wurde schon an anderer Stelle auf das Irrthümliche dieses Schlusses hingewiesen (5, pag. 428).

Wir kommen nun zu dem zweiten Einwande gegen das Experiment am Lebenden: dass durch das Experiment am Lebenden »abnorme« Verhältnisse gesetzt werden, und dass daher die Reaktion »abnorm«, somit nicht für Schlüsse auf das »normale« Geschehen geeignet sei.

Dieser Einwand erscheint unwiderleglich; und doch ist er glücklicher Weise in Bezug auf die für unsere Forschung wesentlichsten Aufgaben, auf die Erforschung der gestaltenden Wirkungsweisen, also für das Qualitative des Geschehens unzutreffend; nur für quantitative Verhältnisse ist ihm eine wesentliche Bedeutung nicht abzusprechen.

Das Unzutreffende in qualitativer Beziehung beruht darauf, dass, so viel wir bis jetzt wissen, und wie besonders R. Virchow hervorgehoben hat, die Reaktionen, die gestaltenden Reaktionsweisen des Organismus immer nur die normalen Gewebstypen reproduciren. Denn die pathologische Forschung an Menschen und Säugethieren hat ergeben (s. oben pag. 90), dass alle progressiven krankhaften Leistungen (Tumoren, Hyperplasien, Hypertrophien, die durch produktive Entzündungen gelieferten Bildungen) keine neuen Gewebstypen hervorbringen, also keine Gewebe, die nicht im normalen Leben vorkommen, sondern nur Fibrome, Lipome, Myxome, Sarkome, Osteome, Enchondrome, Chordome, Epitheliome, Myome, Neurome, Gliome, Granulome etc., die geweblich alle ihre normalen Vorbilder haben; diese pathologischen Produkte sind noch an die Abkunft von ihnen selber gleichen Geweben oder deren normalen Vorstufen gebunden. Das Pathologische besteht hierbei also nur darin, dass solche an sich normale Gewebebildung in abnormer Größe, am unrechten Ort resp. zu unrechter Zeit stattfindet. Es handelt sich dabei natürlich nur um die ganzen Gewebstypen; im Einzelnen können die Zellen, Fasern etc. etwas variirte Größe, Gestalt und Anordnung zeigen etc. Selbst die regressiven Veränderungen haben zum Theil ihre normalen Vorbilder, wie die Atrophie (Schwund), trübe Schwellung, Fettinfiltration, fettige, hyaline Entartung sowie Pigmentosis und Verkalkung; nur wenige regressive Metamorphosen, wie colloide und amyloide Entartung, liefern Produkte ohne physiologische Vorbilder, also qualitativ ganz abnorme Produkte.

Aus dieser Konstanz der »progressiven«, also neue lebende Produkte liefernden Reaktionsweisen folgt für uns nun Zweierlei: Erstens, dass wir aus den Reaktionen auf verschiedene äußere Einwirkungen keine so besonderen Schlüsse auf die inneren Eigenschaften des reagirenden Substrates ziehen können, wie es wohl möglich wäre, wenn verschiedenartige Einwirkungen wesentlich verschiedenartige Reaktionen zur Folge hätten (siehe oben pag. 90). Es ist aber noch die Frage, ob überhaupt direkt, durch unsere Mittel progressive Reaktionen ausgelöst werden, also auch, ob überhaupt die Art und Weise des Eingriffes einen Einfluss auf die Art der Reaktion haben könne. CARL WEIGERT (27) vertritt nämlich die Ansicht, dass alle progressiven Reaktionen nur durch das Absterben anderer Theile, durch den Defekt »ausgelöst« werden, wonach denn in der That die Natur der Einwirkung an sich für die Art der progressiven Reaktionen ganz gleichgültig sein muss, da sie nur dadurch, dass sie Tod lebender Theile, Defekt verursacht, die Bildung neuer Theile veranlasst.

Diese Stabilität der progressiven Gewebsreaktionen hat aber noch eine zweite Seite, und diese ist für unsere Forschung förderlich. Da überhaupt keine abnormen, d. h. qualitativ neuen lebenden Gebilde hervorgebracht werden, so können wir aus den Reaktionen auf abnorme Eingriffe auf die »normalen« progressiven Reaktionsweisen schließen. Diese Thatsache haben unsere Gegner übersehen. Sie bezieht sich aber nur auf die Gewebebildung als solche, nicht auf die Gestaltung von Formen und Strukturen aus diesen Geweben.

Es bleibt nun weiterhin die Frage: wie ist es, von den Geweben abgesehen, mit den anderen gestaltenden Mechanismen, zumal mit den Gestaltungsmechanismen, die am Anfang und in den nächstfolgenden Stadien der individuellen Entwickelung thätig sind? Sind die gestaltlichen Leistungen hier auch schon stabil, oder können auf so früher Stufe außer den normalen auch noch andere, qualitativ abweichende Gestaltungsvorgänge stattfinden; können etwa durch äußere Einwirkungen, welche Störungen der Anordnung im Ei hervorbringen, ganz neue Gestaltungsmechanismen entstehen, die ganz absonderliche neue, etwa gar in sich mehr oder weniger harmonische organisirte Gestaltungen produciren?

Nach der früheren Lehre von den Missbildungen konnte solches in ausgedehntem Maße angenommen werden; denn da wurden von

menschlichen Müttern Kinder mit Hunde-, Schaf-, Froschgestalt geboren; Enten wachsen an Bäumen. Die neuere Teratologie hat alle diese Berichte in das Gebiet der Fabel verwiesen.

Trotz dieser Richtigstellung fehlte uns aber noch die Kenntnis von der Wirkung direkter Störungen der inneren Anordnung der Theile des Eies. Die Frage, ob durch solche Störungen etwa ganz neue Bildungsmechanismen entstehen könnten, war natürlich für die Anwendung der experimentellen Forschung auf den sich entwickelnden Organismus überaus wichtig. Dies war der Grund, dass ich mit ihrer Beantwortung im Jahre 1882 meine Experimente begann (1, Bd. II. pag. 154) und im ersten Beitrag, der die Orientirungsversuche über die vorliegenden Probleme enthält, diese Frage innerhalb gewisser Grenzen zu einer Entscheidung brachte. Davon scheint keiner meiner geehrten Gegner Kenntnis zu haben.

Es wurden einmal Eier vor, während und nach der Furchung angestochen, wobei einerseits Theile von Dotter austraten, und andererseits durch diesen Austritt die Anordnung der zurückbleibenden Theile stark gestört werden musste; bei der Gastrula und dem jungen Embryo wurden große Spaltungen vorgenommen oder ganze Stücke entfernt. Ich wartete nun, ob nach diesen Eingriffen ganz absonderliche Gebilde hervorgehen würden.

»Vor Beginn der Versuche hatte ich daran gedacht, dass durch dieselben vielleicht einige Unordnung unter den Organen entstehen könnte, oder dass sogar ganz heterogene, wunderbare, nicht auf einfache Weise von den Störungen ableitbare Formbildungen die Folge der Eingriffe sein würden. Dass nichts Derartiges geschah, ist hochbedeutsam.«

»Statt so allgemeiner Wirkung der Störung ergab sich vielmehr, dass ‚circumscripte Defekte‘ der Eisubstanz häufig ‚circumscripte Defekte‘ oder ‚circumscripte Verbildungen‘ an dem im Übrigen wohlgestalteten Embryo zur Folge hatten; zweitens zeigte sich, dass wesentlich dieselbe Wirkung entstand, einerlei in welchem Stadium der Furchung die Verletzung vorgenommen war; dass also die Eingriffe in den früheren Perioden der Entwickelung nicht nothwendig allgemeinere, auf größere Bezirke des Embryo ausgedehnte und stärker von der normalen Bildung abweichende Folgen hervorbrachten als die gleichen Eingriffe in den späteren Stadien der Furchung: zwei für die Auffassung der Entwickelungsvorgänge hochbedeutsame Thatsachen.« (1, Bd. II. pag. 180.) Das Genauere dieser Versuche muss im Original nachgesehen werden.

Wir haben also gelernt, dass auch bei Störungen in den ersten Stadien der Entwickelung keine heterogenen Bildungen entstehen: Auch das Ei liefert bei Störungen entweder Bildungen seiner typischen Art oder nichts, es vermag nicht »qualitativ« Neues zu produciren. Dagegen kamen viele quantitative Abnormitäten: sogen. »Verbildungen« vor, in Form von Auswüchsen, Schrumpfungen, von denen erstere zumeist später wieder ausgeglichen wurden. Das ist also eine für die experimentelle Forschung sehr wichtige Erkenntnis.

In den ersten Entwickelungsstadien aber, speciell in denen der ersten beiden Furchungen, zeigte sich später bei anderen Versuchen doch eine überraschende Reaktion auf bestimmte äußere Einwirkungen, in so fern es nämlich künstlich veranlasst werden konnte, dass aus einer der zwei (bei einigen Thieren sogar aus einer der vier) ersten Furchungszellen statt eines halben resp. Viertel-Embryo ein ganzer Embryo gebildet wurde, oder auch dass aus den beiden ersten Furchungszellen zusammen eine unvollkommene Doppelbildung entstand. Den Mechanismen dieser Bildungen sind wir bereits auf der Spur. Doch schließen auch sie nichts qualitativ Neues ein.

Weiterhin wurde oben schon erwähnt, dass in der ersten Orientirungsarbeit auch über die Wirkung der äußeren Umgestaltung des Eies auf seine Entwickelung berichtet worden war (1, Bd. II. pag. 188—192, 204) mit dem Ergebnis, dass durch solche Umgestaltung gleichfalls nichts qualitativ Neues entstand, sondern dass im Gegentheil die hervorgehenden hochgradig deformirten Embryonen mit ihren Organen sogar in solcher Weise gebildet waren, als wenn sie unter »normalen« Formverhältnissen entstanden und erst nach der Organbildung äußerlich deformirt worden wären (1, Bd. II. pag. 891, 905, 926).

Es kann also durch morphologische Eingriffe am Ei gar nichts »qualitativ« Neues, kein neues Gewebe, kein qualitativ neues Organ etc. hervorgebracht werden. Es entstand außer dem Normalen theils Gehemmtes, z. B. bei Pressung der Eier zwischen senkrechten Platten, wobei die Gastrulation ganz gehemmt wurde und die Medullarwülste 180° von einander entfernt bleiben (s. 1, Bd. II. pag. 89, 526, 922); es entstanden häufig auch Tumoren, also zu starkes Wachsthum einiger Zellen oder Zellengruppen, die wohl aus ihrer normalen Verbindung gekommen waren, ferner Defektbildungen und bei Deformation in den frühesten Stadien Doppelbildungen.

Wir *können* also sowohl aus Versuchen am Ei, wie auch aus solchen am wachsenden und am erwachsenen Individuum auf die »normalen« gestaltenden »Wirkungsweisen« Schlüsse ziehen, denn es ist nicht möglich, durch irgend welche Eingriffe *qualitativ neue*, progressiv gestaltende Wirkungsweisen hervorzurufen; vielmehr sind (von den regressiven, degenerativen Veränderungen abgesehen) alle abnormen Reaktionen und Bildungen nur die Produkte *quantitativer*, lokaler und zeitlicher Störungen der Thätigkeit der normalen Wirkungsweisen[1].

Die schönen Versuche von C. Herbst (20) über typische Verbildungen in Folge der Einwirkung von Salzlösungen sind durch du Bois-Reymond irrthümlicher Weise in dem Sinne gedeutet worden, dass dabei ganz neue Organismen entstanden seien. Umstülpung des Darmblattes nach außen, Fehlen der Kalknadeln etc. sind aber doch keine *qualitativen* Neubildungen.

Wir schließen also: Die progressiv gestaltenden »Wirkungsweisen« der Organismen und daher auch die Qualität ihrer Produkte sind der Hauptsache nach konstant. Ob es nicht doch wenigstens kleine qualitative Abweichungen giebt, außer den oben erwähnten Variationen der Gestalt und Größe der Zellen, die wir zu den quantitativen rechneten, muss natürlich erst noch genauer ermittelt werden.

Der Hauptsache nach aber *dürfen wir* zufolge dieser Thatsache aus den *gestaltenden Reaktionen* des Eies, des Embryos, des wachsenden und erwachsenen Individuum auf experimentelle Eingriffe *auf die »normalen« gestaltenden Wirkungsweisen schließen*.

Vorläufig kennen wir bloß die *Konstanz* der Wirkungsweisen. Wir werden diese Erfahrung *verallgemeinern* und sehen, wie weit wir damit kommen; dies so weit, bis wir die Grenze finden, und müssen nach ihrer Überschreitung, also nach der Entdeckung von *Abweichendem*, die ganzen früheren Versuche aufs Neue und zwar auf ihre *exaktere* Bedeutung prüfen.

[1] Nach den bisherigen Beispielen von Hertwig's Berichterstattung über meine Äußerungen (s. o. pag. 41, 94 Anm., 105) und den nachstehend noch kennen zu lernenden (s. unten pag. 184, 189, 197) ist zu erwarten, dass dieser Autor über die hier gebrachte Darlegung in der Weise berichtet, ich hätte gesagt: »es gäbe *überhaupt keine abnormen Bildungen*«. Er wird dann beifügen: »Man braucht nur an die mannigfachen vorkommenden Missbildungen, Geschwülste, Knochenverkrümmungen zu erinnern, um das Irrthümliche einer solchen Auffassung zu kennzeichnen.«

Die verschiedenen neuen speciellen Strukturen aber, welche pathologischer Weise aus den nicht neuen Gewebstypen producirt werden, lassen uns manche wichtige Schlüsse auf die Ursache der Gestaltungen aus diesen Geweben ziehen. Dies gilt z. B. von der neuen Struktur in den Knochen, Fascien und Muskeln bei hochgradig rhachitisch verkrümmten Individuen (s. 1, Bd. I. pag. 712, 359, 464, 616); ferner gilt es von einer von mir gefundenen periostitischen Auflagerung an der unteren Hälfte des Humerus, welche auf das Schönste die Torsionstrajectorien zeigte, weil die Torsion durch die abwechselnde Thätigkeit (der inneren und äußeren Gruppe der Vorderarmmuskeln) am stärksten an der Oberfläche wirkt (s. 1, Bd. I. pag. 762), ferner von der radiären Struktur mancher Geschwülste. Ähnliche Folgerungen auf die Ursachen gestatten die pathologischen Produktionen mancher Gewebe, z. B. die Bildung ernährender Blutgefäße für einen Echinococcus, für einen metastatischen Tumor, die Vermehrung des Bindegewebes durch chronische Hyperämie etc.

Es ist ferner zu vermuthen, dass bei allen Thieren derselben Klasse, ja wohl noch viel größerer Abtheilungen, die »hauptsächlichen« gestaltenden Wirkungsweisen dieselben sind, wenigstens so weit nicht qualitativ verschiedene Gewebe gebildet werden. Es werden ja aus anscheinend gleichen Geweben ganze Thiere wie einzelne Organe von sehr verschiedenen typischen Gestaltungen gebaut; und wir haben keine zureichende Veranlassung zu der Annahme, dass z. B. die typisch verschiedenen Gestalten der Säugethiere unter einander durch die geringen Verschiedenheiten ihrer Gewebe bedingt sind; sondern wir werden diese Verschiedenheiten hauptsächlich von örtlichen und zeitlichen quantitativen Verschiedenheiten der Verwendung der Gewebe ableiten, also von quantitativen Verschiedenheiten in der Bethätigung der gestaltenden Wirkungsweisen.

Aber eine wichtige Einschränkung müssen wir doch gleich dem Satze von der Konstanz der gestaltenden Wirkungsweisen folgen lassen, die von mir selber ausgegangen ist und gerade von einigen meiner Gegner bestritten wird.

Diese Einschränkung beruht auf der Unterscheidung von zweierlei ontogenetischen Entwickelungsarten; einer typischen oder normalen (diese beiden Ausdrücke sind annähernd aber nicht vollkommen identisch, worüber die Originalien einzusehen sind, s. 1, Bd. II. pag. 450, 520, 811, 843, 981), und einer atypischen oder regulatorischen Entwickelungsweise der Organismen, welche beide dieselben Endprodukte liefern (s. oben pag. 98).

Diese Zwiefältigkeit der Bildungsweisen erschwert natürlich die Deutung der Versuchsergebnisse überaus; doch immer neue und variirte Versuche unter Zuhilfenahme neuer Thierarten, bei denen die regulatorische Entwickelung geringer ist, werden allmählich auch hier Sicherheit bringen. Wir können nicht verlangen, auf einem neuen und so schwierigen Gebiete immer gleich ganz Sicheres und Richtiges zu erringen.

Außer der erwähnten Art von progressiv gestaltenden Reaktionen können wir aber durch das künstliche Experiment oder durch das Naturexperiment auch direkt normale gestaltende Korrelationen der Theile des Organismus ermitteln. Das ist wieder schon in reichem Maße seitens der Pathologen geschehen, wie ich früher unter Anführung von manchen Beispielen ausgeführt habe (s. 2, pag. 31). Um hier wenigstens ein Beispiel zu bringen, so schließen wir aus dem nach Zerstörung der Ganglienzellen der Vorderhörner des Rückenmarks stattfindenden Schwund der zu diesen Ganglienzellen gehörigen Muskeln, dass zwischen diesen Ganglien- und Muskelzellen normaler Weise eine erhaltende Wirkung stattfindet; wir folgern aber nicht, wie die Autoren, welche als Folge des Experiments nur pathologische Vorgänge gelten lassen, thun müssen, dass die absterbenden Ganglienzellen einen zerstörenden Einfluss auf die Muskeln ausüben. Denn umgekehrt wissen wir auch, dass nach Amputation des Armes die zugehörigen Ganglienzellen im Rückenmarke schwinden. Sollte nun wohl, statt dass normaler Weise schon irgend ein, sei es direkter oder indirekter trophischer, erhaltender Zusammenhang beider Organe stattfindet, eine abnorme zerstörende Wirkung, wenn auch nicht mehr von dem abgeschnittenen Arm auf die früher ihm zugehörigen Ganglienzellen, so doch von den zurückgebliebenen absterbenden Nervenstümpfen aus stattfinden? Es kommen noch eine ganze Anzahl von Beobachtungen hinzu, die gegen die letztere und für die erste Auffassung sprechen.

Es giebt viele sekundäre Degenerationen und sonstige sekundären Veränderungen, die nach eingehender Prüfung der besonderen Verhältnisse auf die Aufhebung oder Änderung schon normaler Weise vorhandener trophischer oder sonstiger gestaltender Beziehungen unter Theilen des Organismus zurückgeführt werden; z. B. die gestaltende Wirkung der Kastration von Frauen und Männern, die funktionelle Anpassung in allen Organen. Hierbei erstrecken sich die sekundären Veränderungen auf ganz bestimmt lokalisirte und vom Herd der primären Störung oft weit abgelegene

Theile; auch läuft oft die Vernichtung des primären Theils (z. B. im Centralnervensystem) in wenigen Tagen oder Wochen ab, während die sekundären Veränderungen jahrelang dauern.

Dieses ganze, von mir wiederholt verwerthete Thatsachengebiet scheint HERTWIG nach seiner Auffassung von der Bedeutung des Experiments am Lebenden noch vollkommen fremd zu sein.

Aber es giebt im Unterschied zu diesen Verhältnissen auch sekundäre Störungen, die durch die abnorme Einwirkung des zuerst pathologisch veränderten Theils bedingt sind; dahin gehört z. B. die Krebskachexie durch Toxine, die vom Tumor producirt werden, ferner die direkten Druckwirkungen auf die Nachbarschaft mit oder ohne Kompression der Blutgefäße u. dgl. Diese sekundären Störungen sind dem entsprechend anders lokalisirt als die der ersterwähnten Art.

In Folge der Konstanz der geweblichen Reaktionsweisen habe ich von Anfang an besonderen Werth auf die progressiv gestaltenden Reaktionen des Organismus gelegt, die dem Pathologen vorkommen[1]; desshalb und wegen der Möglichkeit, aus vielen pathologischen Vorkommnissen auf normale gestaltende Korrelationen zu schließen, habe ich auch die Pathologen in der Einleitung des Archivs für Entwickelungsmechanik ersucht, ihr reiches bezügliches Material auch mit Rücksicht auf diese sich bekundenden, normalen gestaltenden Reaktionsweisen und Beziehungen zu verwerthen, und solche Arbeiten oder Berichte über ihre Ergebnisse in dem Archiv mitzutheilen.

In dem Jahresbericht von HOFMANN und SCHWALBE habe ich früher schon einen Anfang mit der Kompilation solcher Ergebnisse gemacht; und da die diesbezüglichen Arbeiten das uns Interessirende nur nebenbei darboten, so sind denn die mannigfachsten Titel in diesen Referaten zu finden, deren Buntheit auf HERTWIG, da er (aus den Titeln) den inneren Zusammenhang nicht erkennen konnte, nur belustigend gewirkt hat (pag. 20)[2].

Da die progressiv gestaltenden Reaktionen so feste, unveränder-

[1] Das eine der von mir vorgeschlagenen Themata zu meiner Antrittsvorlesung als Privatdocent im Jahre 1880, dasjenige, welches von der Fakultät acceptirt wurde, handelte über »die gestaltenden Reaktionen des Organismus«; der Inhalt dieses Vortrages wurde dann in die Schrift über den »Kampf der Theile im Organismus« aufgenommen.

[2] Außerdem habe ich hierbei das Material, welches auf Selbstdifferenzirung von Theilen hinweist, sowie alles für unsere Arbeit als Vorstufe nöthige Material, so weit es von den deskriptiven Referenten gewohnheitsmäßig vernachlässigt zu werden pflegte, zusammengetragen, wodurch denn die Mannigfaltigkeit der Titel noch erhöht wurde.

liche, normale sind, so stellen sie also stabile, in sich *geschlossene* komplexe Komponenten des organischen Geschehens dar, in die wir vorläufig nicht eindringen, die wir nicht zerlegen können. Ihre Aktivirung ist bloß *Auslösung* eines uns an sich unbekannten Mechanismus (s. oben pag. 90). Es wäre der größte Triumph und würde ein jetzt gar nicht zu übersehendes Gebiet neuer Forschung eröffnen, wenn es gelingen sollte, diese jetzt noch geschlossenen komplexen Komponenten zu zerlegen, ohne dass die Lebensthätigkeit gleich aufhört. Wir haben keine Veranlassung, dies jetzt schon, »am Anfange«, als dauernd unmöglich anzusehen.

Erforschen wir zunächst nur möglichst weit und möglichst vollständig diese *geweblichen* und *anderen gestaltenden Wirkungsweisen* in ihren Resultaten und nach ihren *auslösenden Ursachen*, sowie die *gestaltenden Korrelationen* der größeren und kleineren Theile bis zum Zellkern und Centrosoma herab. Das ist jedenfalls das zunächst Mögliche; und lassen wir die Sorge über das fernere Thun den kommenden Generationen. Die unendliche Aufgabe wird durch diese erste Arbeit dann wieder neue angreifbare Seiten erhalten haben.

Dagegen *kann das* »Quantitative« *des gestaltenden Geschehens* durch *Experimente leicht zeitlich und örtlich alterirt werden*; und dasselbe gilt wohl von der Richtung des gestaltenden Geschehens. Daher sind zur Erkennung der Entstehung auf ihm beruhender Formverhältnisse immer Experimente *verschiedener Art* nöthig, die sich gegenseitig kontrolliren; und deren Ergebnisse sind wieder mit den Ergebnissen der direkten Beobachtung des *normalen* Entwickelungsgeschehens in Verbindung zu setzen, wie ich dies seit Langem betont habe (s. oben pag. 93). Auch ist stets auf die Ergebnisse der *vergleichenden* Entwickelungsgeschichte gebührende Rücksicht zu nehmen.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieser letzteren Methode wird aber jetzt manchmal überschätzt. Dies gilt z. B. bezüglich der *Gastrulation des Froscheies*. Nach den übereinstimmenden Ergebnissen unserer oben (pag. 93) erwähnten drei verschiedenartigen Experimente vollzieht sich die Gastrulation des Froscheies durch Überwachsung der von Anfang an nach *unten* sich einstellenden (NB. weißen) Seite des Eies von einer etwa dem Äquator des Eies entsprechenden Stelle aus und durch sekundäre Vereinigung der ursprünglich zumeist um etwa 180° von einander gesonderten Anlagen der beiden Medullarwülste.

Die feineren Mechanismen dieses Geschehens können je nach dem Sitz der Kräfte, nach der Herkunft und den Bahnen des herabgelangenden und des nach innen kommenden Materials dabei sehr verschieden sein; darüber haben wir nichts ermittelt. Da jedoch unsere obige Angabe nicht in Übereinstimmung mit dem an Fischen beobachteten Verhalten steht, folgern einige deskriptive Autoren einfach, meine Beobachtungen müssten unrichtig sein. Das ist für diese Autoren bequemer als sich zu bemühen, eine den beiderlei Thatsachen Rechnung tragende Ableitung aufzufinden und setzt sie auch nicht mit dem Dogma in Widerspruch, dass derselbe gestaltende Hauptvorgang bei allen Wirbelthierklassen in »formal« möglichst gleicher Weise sich zu vollziehen habe. (Wir selber haben dagegen oben [pag. 121] etwas ganz Anderes: eine annähernde qualitative Konstanz der gestaltenden Wirkungsweisen vertreten; ein Unterschied, der, um Missverständnissen vorzubeugen, hier sogleich betont sei.)

Ebenso unzutreffend ist der Einwand, dass der eine der genannten drei Versuche nichts für das normale Geschehen beweise, weil ich vom Blastulastadium an das Ei, also die Gastrula, an ihrer normalen Drehung mit der Unterseite nach aufwärts verhindert habe. Der Autor dieser Auffassung, O. SCHULTZE (29), meint, dass entsprechend der früheren Auffassung das Material des Medullarrohres beim Froschei von vorn herein auf der oberen Seite der Froschblastula liege, und dass die rechte und linke Anlage von vorn herein in ganzer Länge in der Medianlinie mit einander in Berührung stehen, während letzteres nach meinen Versuchen nur an der Kopf- und Schwanzseite der Fall ist und die dazwischen liegenden Theile des Materials der Medullarwülste ringförmig um den Äquator (genauer etwas oberhalb vom Äquator) liegen und daher erst durch eine große Verschiebung in totale Kontinuität mit einander gelangen. O. SCHULTZE glaubt, ohne diese letztere Thatsache zu bestreiten, dass dies bloß abnormer Weise, in Folge des Experiments der Fall sei. Da aber in der Froschblastula die Zellen schon specificirt sind, wie meine Anschneidungsversuche an der Blastula und Gastrula ergeben haben, indem trotz großer Spalten die Differenzirung normal weiter schritt und die Medullarwülste sich bis an die Schnittränder ausbildeten (s. 1, Bd. II. pag. 190); da ferner bei einem anderen Versuche: nämlich bei so geringer Eintrockunung der Gallerthülle des Eies, dass sie gerade die Rotation des Eies verhindert, die Gestalt des Eies normal bleibt, insbesondere nirgend ein Aufplatzen der Blastula oder Gastrula statt-

findet, die Medullarplatte aber in toto auf der Unterseite des Eies liegt, so muss wohl eine solche alterirende Wirkung der Verhinderung der Drehung des Eies, wie sie O. Schultze annimmt, als unmöglich angesehen werden (s. 1, Bd. II. pag. 532).

Andererseits kann es den deskriptiven Forschern wohl sehr nützlich sein, wenn sie sich über die Ergebnisse unserer experimentellen Untersuchungen unterrichten. So beschreiben deskriptive Beobachter manchmal Gestaltungen als normal, die von uns bereits als abnorme erkannt sind. Zum Beispiel findet sich die beim Absterben der jungen Entwickelungsstufen der Blastula, Gastrula und junger Embryonen vorkommende Lösung des epithelialen Verbandes der Zellen und die Rundung derselben, die von mir als Zeichen des herannahenden Todes erkannt und mit dem Namen Framboisia embryonalis finalis (s. 1, Bd. II. pag. 151, 198) belegt wurde, wiederholt als normale Bildung des äußeren, mittleren oder inneren Keimblattes dargestellt.

Um noch einen anderen Fall anzuführen, so sah R. Fick (26) bei seiner Untersuchung über die Befruchtung des Axolotleies die Pigmentstraße des Samenkörpers im Ei eine spitzwinkelige Knickung machen und sogar noch die Spitze ausgezogen sein, was auf eine rückläufige Bewegung des Samenkörpers schließen lässt. Solches war bereits von mir an künstlich in geringer Zwangslage gehaltenen Froscheiern beobachtet und aus der bei dieser abnormen Einwirkung, nach Born's Ermittelung, stattfindenden inneren Strömung des Dottermaterials abgeleitet worden.

Da Fick aber die befruchteten Axolotleier der Kloake des Thieres, also dem normalen Orte, entnommen hatte, glaubte er sie als vollkommen normal ansehen zu müssen und daher auch dem von ihm beobachteten Verhalten eine besondere, noch räthselhafte Bedeutung für die normale Entwickelung beilegen zu müssen. Es ist nun aber nach meinen Erfahrungen wohl als möglich anzusehen, dass die Natur hier für sich allein ein »entwickelungsmechanisches Experiment« angestellt hat.

Wenn man zur »Regel« alles Das, was oft vorkommt, rechnet, so kann Zwangslage des Eies mit der oben erwähnten Folge bei den Eiern mancher Thierarten mit zur Regel gehören, ohne dass man sie desshalb als normal bezeichnen dürfte[1]. In jedem Laich-

[1] Genaueres hierüber siehe unten im Abschnitt IIf, pag. 156 u. f.

ballen von gewöhnlicher Größe befinden sich die centralen Eier des Ballens während der Befruchtung und zum Theil sogar noch während der ersten Furchung in Zwangslage, weil die Quellung der Gallerthülle im Centrum des Ballens zu langsam stattfindet. Ich habe nun gefunden, dass selbst einzeln liegende Froscheier, die nach der Besamung statt in Wasser in $^1/_4$- bis $^1/_2$%ige Kochsalzlösung gelegt worden waren, die erste Stunde noch in Zwangslage sich befanden; also gerade noch zu der Zeit, in der der Samenkörper den Dotter durchsetzt und die Pigmentstraße ihre Knickung bildet. Da die Axolotleier zu dieser Zeit in der Kloake weilen, also nicht im freien Wasser sich befinden, so ist somit ohne besondere vorhergegangene Prüfung nicht zu sagen, ob bei ihnen nicht auch normaler Weise eine geringe Zwangslage vorhanden ist und die Ursache der zugespitzten Knickung der Pigmentstraße abgiebt, zumal wenn die Lage des Eies nachträglich geändert wird (siehe auch pag. 184).

Auf Grund des häufigen Vorkommens solcher und anderer Störungen habe ich die Idee ausgesprochen, dass eben dadurch die Mechanismen der gestaltenden Selbstregulation, also der regulatorischen s. atypischen Entwickelung auf niederer Stufe schon gezüchtet und auf höherer Stufe erhalten resp. den hier vorkommenden besonderen Störungen entsprechend modificirt worden sind (s. 1, Bd. II. pag. 911 und 980).

Ferner streiten sich deskriptive Beobachter über formale Verschiedenheiten als über wichtige Abweichungen in Fällen, in denen von uns gezeigt werden konnte, dass sie nur durch kleine Anachronismen in den Bildungsvorgängen bedingt sind; wir sahen, dass letzteres Moment sogar Änderungen der sogenannten »Abstammung« von den Keimblättern, z. B. der Chorda statt vom Entoblast vom Meso- oder Ektoblast zur Folge haben kann (s. 1, Bd. II. pag. 458).

Man ersieht aus diesem Beispiele wohl wenigstens, dass auch bei rein deskriptiven Forschungen dem Autor einige Fühlung mit den Ergebnissen der Entwickelungsmechanik nicht nachtheilig sein wird.

### IIc. Das »causal-analytische« morphologische Experiment als die »besondere« Methode der Entwickelungsmechanik.

Wir haben im vorigen Abschnitt erkannt, dass es wohl möglich ist, von den Ergebnissen des Experiments am Lebenden, also von dem Verhalten des Organismus in neuen, von uns gesetzten Verhältnissen, auf die normalen gestaltenden Wirkungsweisen, also

auf das Qualitative des Geschehens, ja sogar bei Berücksichtigung mancher Vorsichtsmaßregeln, auf das so leicht zu alterirende Quantitative des normalen Geschehens, welches die einzelnen Gestaltungsvorgänge und so die speciellen Gestaltungen bedingt, zu schließen.

Es ist nun noch die Frage zu beantworten: wie sind diese, unseren causal-morphologischen Zwecken dienenden Experimente anzustellen? Haben sie eine Eigenart, und eventuell, worin besteht dieselbe?

Hertwig sagt im Allgemeinen richtig: »Um zu einem neuen Ziel zu gelangen, werden auch neue Wege, die zu ihm hinführen, gezeigt werden müssen; dessgleichen die Hilfsmittel und Methoden, die uns auf den neuen Wegen vorwärts und zum Ziel zu kommen ermöglichen.«

Er kommt dann zu dem Ergebnis, dass die Entwickelungsmechanik, wie seiner Meinung nach kein neues, das heißt nicht schon von den früheren Forschern verfolgtes Ziel, so auch keine neue, nicht auch von den früheren morphologischen Forschern ausgedehnt angewendete Methode habe.

Wir sind dagegen der Meinung, dass die Entwickelungsmechanik der thierischen Organismen eine besondere Forschungsmethode als Hauptmethode habe, und dass diese Methode von früheren Anatomen und Zoologen nur ganz vereinzelt in Anwendung gezogen worden ist[1].

Das »Experiment am lebenden Objekt« ist bekanntlich schon lange und zwar zu verschiedenen Zwecken wie in sehr verschiedener Weise zur Erforschung der Lebewesen verwendet worden.

Das Experiment, dessen wir für unsere Zwecke der Erforschung der normalen Gestaltungsursachen benöthigen, ist eine Unterabtheilung dieses »biologischen Experiments überhaupt«, speciell eine Abtheilung des »morphologischen Experiments«, denn es will die »Gestaltungsverhältnisse« erforschen; es ist aber keineswegs identisch mit dem »morphologischen Experiment im Allgemeinen«, denn es soll nicht irgend welche gestaltlichen Vorgänge, z. B. rein formale Verhältnisse als solche, sondern die ursächlichen Verhältnisse der gestaltlichen Vorgänge erforschen. Dazu bedarf es

---

[1] Von den Verhältnissen auf dem Gebiete der causalen Pflanzenforschung, die von vorn herein andere waren (siehe unten Abschnitt III, pag. 174), sehen Hertwig und ich in unserer Diskussion ab.

auch einer besonderen Art des Experiments: statt des früher schon mehrfach ausgeführten »formal-analytischen Versuchs« nämlich des »causal-analytischen Versuchs«. Dieses besondere Experiment der Entwickelungsmechanik ist daher auch nicht, wie jetzt von Vielen geglaubt wird, einfach das »Experiment am Embryo«, und sein Ergebnis die »experimentelle Embryologie«; sondern es erstreckt sich auch auf den erwachsenen Organismus; wie andererseits auch nicht jedes Experiment am Embryo ein »entwickelungsmechanisches« ist.

Die Entwickelungsmechanik verwerthet alle Experimente am Lebenden; die pathologischen, physiologischen, pharmakologischen und die morphologischen im Allgemeinen. Aber »das entwickelungsmechanische Experiment κατ' ἐξοχήν« ist eine besondere Species des morphologischen Experiments, welche sowohl auf das Ei, wie auf den Embryo, wie auf den erwachsenen Organismus anzuwenden ist: das »causal-analytische« morphologische Experiment. Was diese Bezeichnung bedeutet, ist unserem Gegner HERTWIG gar nicht zum Bewusstsein gekommen.

Da es nach seiner Meinung »keine gestaltenden Kräfte«, also auch keine gestaltenden Kombinationen solcher Kräfte, somit auch nicht gestaltende Wirkungsweisen derselben giebt (s. oben pag. 58), so konnte er allerdings auch nicht die Analyse der gestaltenden Wirkungen in einzelne beständige ursächliche Wirkungsweisen resp. Kräfte als eine Aufgabe unseres Strebens nach Erkenntnis, also auch nicht als Aufgabe des Experiments erkennen.

Wir wollen uns nun einen kurzen Überblick über die verschiedenen Arten des Experiments am Lebenden zu verschaffen suchen. Es ist aber nicht der Zweck unserer flüchtigen Darstellung, eine Geschichte dieses Experiments oder auch nur des »morphologischen Versuchs« zu schreiben; sondern es sollen hauptsächlich nur die verschiedenen Unterarten des biologischen Versuchs charakterisirt und durch Beispiele verständlich gemacht werden.

Die Physiologen machen schon lange Versuche, um die Erhaltungsfunktionen des erwachsenen Individuums, sowie allerhand Reaktionen, welche auf Reize: auf elektrische, thermische, chemische und mechanische Reize rasch wechselnde Gestaltungen produciren, zu ermitteln. Es ist bekannt, wie große Erfolge sie trotz vielfacher, zeitweilig untergelaufener Irrthümer mit diesem »physiologischen Experiment« gehabt haben, und wie viel an Einsicht in die normalen Lebensvorgänge wir ihnen bereits verdanken. In letzter

Zeit sind diese Versuche von ihnen auch auf den Embryo ausgedehnt worden; so wurde eine Physiologie des Embryo angebahnt (21). Aber man hat sich auch letzteren Falles wieder fast bloß auf die Erhaltungsfunktionen des jeweilig bereits Gebildeten beschränkt, unter fast gänzlicher Übergehung der Funktionen des Bildens, des Gestaltens. Die Erforschung dieser Funktionen wird von den modernen Physiologen, einige wenige Autoren rühmlich ausgenommen, den »Morphologen« (Anatomen und Zoologen) überlassen.

Ferner haben die Pathologen schon seit Langem fruchtbare Versuche am lebenden Organismus ausgeführt: das »pathologische Experiment«. Dieses wurde von ihnen natürlich zumeist angewandt, um die Erkenntnis der krankhaften Veränderungen zu fördern. So wurden die Reaktionen auf störende resp. zerstörende Einwirkungen: die Folgen der Embolie, also einer Art des Blutabschlusses, die Folgen der Einführung von Giften, Bakterien etc. studirt, um die durch diese Einwirkungen bedingten Störungen, Degenerationen etc. kennen zu lernen, oder andererseits, um die Ausgleichsvorgänge und Heilungsvorgänge, also die reparativen, progressiven Reaktionen zu erkennen. Dies letztere ist das Gebiet, welches, wie wir im vorigen Abschnitt gesehen haben, auch für uns von direktester Bedeutung ist, da die vorkommenden progressiv gestaltenden, also Zellen und Gewebe bildenden Wirkungsweisen an sich nur die normalen sind, und bloß das Quantitative, Zeitliche und Örtliche dabei abnorm ist. Dazu kommen ferner diejenigen experimentell ermittelten sekundären Degenerationen, so wie viele andere sekundäre formale Veränderungen, welche auf Störung normaler gestaltlicher, z. B. trophischer Beziehungen zwischen den Theilen hinweisen. Hier ernten wir »Morphologen der normalen Gestaltung« auf einem Gebiete, welches großen Theils nicht für uns bebaut wurde; wir müssen nur zum Theil das Einernten selber vornehmen. Aber die Ergebnisse unseres Stoppellesens auf diesem Gebiete sind überaus reiche und noch lange nicht erschöpft. Es finden sich leider bis jetzt nur Wenige, die sich an diesem Ernten betheiligen, die das zu Schlüssen auf das normale Gestaltungsgeschehen Verwendbare aus den pathologischen Ergebnissen auslesen und diese Verwendbarkeit aufweisen.

Früh schon, wenn auch nur ganz vereinzelt, sind bereits Versuche am Lebenden zu dem Zwecke gemacht worden, um »normale« Gestaltungsvorgänge als solche genauer kennen zu lernen, mehr als es durch die direkte Beobachtung des normalen Gestaltens und durch die Besichtigung verschiedener, durch Tödtung

fixirter Stadien dieses Geschehens möglich ist. Sie repräsentiren die erste Abtheilung des zur Erforschung des Normalen verwendeten »morphologischen Experiments«.

Wir erinnern hier an die berühmten Versuche aus dem Jahre 1742 von DUHAMEL, sowie seiner Nachfolger OLLIER, FLOURENS, GUDDEN, JUL. WOLFF u. A., über die Lokalisation des Knochenwachsthums, die angestellt wurden, um zu ermitteln, ob die Knochen durch (äußere resp. innere) Anlagerung (durch Apposition) auf den bereits vorhandenen Knochen oder durch Einlagerung neuer Knochentheile in die bereits vorhandene Substanz, also interstitiell wachsen.

Der Zwek war also, die Lokalisation des Knochenwachsthums festzustellen. Das war eine schöne, aber leider ziemlich vereinzelt gebliebene morphologische Versuchsreihe des »formal-analytischen« Versuchs.

Andere Versuche bezogen sich auf die Transplantation (HUNTER), und die Regeneration. Es war letzteren Falles die Absicht, beschreibend zunächst die groben Thatsachen und später die feineren normalen Gestaltungsvorgänge der Regeneration möglichst genau festzustellen (NUSSBAUM, BARFURTH, BALBIANI u. A.). Sie bezogen sich jedoch bloß auf die Vorgänge als äußere und innere Formwandlungen, also nur auf die formale Analyse dieser Vorgänge, nicht aber auf die Ursache derselben; darum gehören auch sie zum formal-analytischen Experiment.

Diese Versuche bringen uns aber schon der ursächlichen Kenntnis nahe, oder wenigstens näher, indem wir durch sie die Stätten des direkt gestaltenden Geschehens und damit zum Theil auch die »Örtlichkeit der Ursachen« desselben kennen lernen. Hierher gehören auch die schönen Versuche von NUSSBAUM, A. GRUBER, BALBIANI, HOFER u. A. über die Nothwendigkeit des Kerns zu der Gestaltung und Regeneration der Protisten u. dgl.

Direkt auf die speciellen »Ursachen« der Gestaltung bezügliche: »causal-analytische« Experimente sind dagegen bis vor wenigen Jahren nur spärlich und ganz vereinzelt bekannt geworden. Vielleicht werden nunmehr noch eine ganze Reihe einzelner bezüglicher Arbeiten aufgefunden, da es üblich und nützlich ist, dass nach jeder Aufstellung von etwas dem generellen Zeitbewusstsein Neuen seitens der mehr historisch als produktiv veranlagten Autoren eine sorgfältige litterarische Nachlese nach früheren Spuren davon veranstaltet wird. Was bis jetzt von bezüglichen Experimenten bekannt geworden ist, stammt, wie oben schon erwähnt, wesentlich als Nebenprodukt von

den Versuchen der Pathologen her. Der Antheil der Vertreter der normalen Anatomie sowie der Zoologen war ganz vereinzelt.

Hier ist zunächst der bereits in den Jahren 1857 und 1858 von dem Anatomen LUDWIG FICK (22) angestellten Versuche über die Ursachen der Knochenformen zu gedenken. Dieser Autor exstirpirte jungen Thieren die Kaumuskeln einer Seite, ein Auge, um die folgenden Abänderungen der Knochenformen zu erkennen. Die Versuche fielen indess in eine noch nicht genügend vorbereitete Zeit; denn die Histologie des Knochens war damals noch nicht weit genug ausgebildet. So konnte der Autor trotz vielen aufgewandten Scharfsinnes seine Versuche im Speciellen noch nicht richtig deuten; von weiterem eigenen Forschen rief ihn ein früher Tod hinweg. Später folgten Versuche von GUDDEN und Anderen über sekundäre Aplasie z. B. von Gehirn und Rückenmarkstheilen junger Thiere nach Ausschneidung der zugehörigen peripheren Organe etc.; ferner Versuche über kompensatorische Hypertrophie von Organen, wie der Nieren und Gefäße (RIBBERT, NOTHNAGEL u. A.).

Hierbei handelt es sich um die Ursachen der Wachsthumsgröße, um zurückbleibendes oder verstärktes Wachsthum bereits angelegter, ja bereits differenzirter und weit ausgebildeter Organe; sie lehrten uns wichtige Komponenten kennen, von denen die normale Wachsthumsgröße abhängig ist.

In früher Zeit wurden auch schon Versuche am Ei und an frühen Stufen seiner Entwickelung gemacht. VALENTIN, LEUCKART, SCHROHE begannen mit einzelnen Versuchen; dann folgten die zahlreichen Versuche von DARESTE, PANUM, L. GERLACH, PRÉVOST, DUMAS, LOMBARDINI, MAGGIORANI, A. RAUBER u. A. über die Produktion künstlicher Missbildungen durch Versetzen des Eies in abnorme äußere Bedingungen etc.[1]). Sie haben uns die im damaligen Stadium der Wissenschaft wichtige Erkenntnis gebracht, dass durch äußere Momente, wie Erschütterung, einseitige Erwärmung, Beschränkung des Luftzutrittes etc. überhaupt Missbildungen hervorgebracht werden können, dass also die embryonale Bildung künstlich gestört und alterirt werden kann, und dass damit nicht gleich alle Lebensthätigkeit aufhört, sondern dass viele Bildungsvorgänge noch weiter gehen können.

Genaue Einzelkenntnisse über die Ursachen oder auch nur

[1]) Genaueres über diese Versuche findet sich in: LEO GERLACH, Die Entstehung der Doppelbildungen bei den höheren Wirbelthieren (Stuttgart 1882), auf pag. 90—115 berichtet.

über den Sitz der Ursachen der Bildungsvorgänge sind durch diese Versuche von ihren Autoren nicht abgeleitet und damals, von der Absicht, künstliche Doppelbildungen zu produciren, abgesehen, wohl überhaupt noch nicht erstrebt worden, obschon einige Versuchsergebnisse bereits in dieser Weise verwerthet werden können.

Die DARWIN'sche Zeit war, außer den Züchtungsversuchen, experimentellen Forschungen unserer Art nicht günstig, weil sie so viel neues Licht über andere Verhältnisse verbreitete, dass fast alle jugendlichen Kräfte sich dieser Art der Forschung widmeten, einer Forschung, die wesentlich auf der Verwendung der allgemeinen Principien der Vererbung und Anpassung beruhte und ontogenetisch vorzugsweise mit dem biogenetischen Grundgesetz, resp. mit Störungen desselben (Cänogenesis) arbeitete.

Gleichwohl warf ein junger vergleichender Anatom, G. BORN (24), gegen Ende der siebziger Jahre die Frage nach den Ursachen der Bestimmung des männlichen und weiblichen Geschlechts auf und nahm ihre experimentelle Prüfung energisch in Angriff. Aber trotz der von ihm und danach auch von E. PFLÜGER aufgewandten Mühe und Sorgfalt und trotz mancher sonstiger interessanter Ergebnisse ihrer Versuche mussten die Autoren erkennen, dass sie eine Frage in Angriff genommen hatten, die der Lösung noch widerstand. Meiner Meinung nach war dies desshalb der Fall, weil wir noch nicht so weit waren (und NB. auch noch lange nicht so weit kommen werden), um einen derartigen Vorgang in seine wahren Komponenten analysiren zu können.

Danach habe ich in den achtziger Jahren die Forderung nach genauerer Kenntnis der Ursachen, der ursächlichen Wirkungsweisen der einzelnen Entwickelungsvorgänge des Individuums, als sie die direkte Beobachtung des normalen Geschehens und die vergleichende Forschung gewähren können, aufgestellt.

Um dieser Forderung zu entsprechen, musste der »causal-analytische Versuch« nicht bloß gelegentlich, sondern methodisch angewendet werden. Ich versuchte daher erstens den experimentellen Eingriff bestimmt zu lokalisiren, um den Effekt auf die Änderung bestimmter Theile beziehen zu können. Aus dieser Forderung ergab sich das bestimmt lokalisirte Experiment am Ei und Embryo. Es musste aber ein entsprechender Effekt auch wirklich eintreten und von uns genau erforscht werden. Dies war bei einigen bereits von früheren Forschern angestellten Versuchen nicht der Fall gewesen.

So hatte Leo Gerlach durch specielle Lokalisirung der, von Dareste und Panum in allgemeinerer Weise angewandten, Firnissung des Hühnereies künstliche Doppelbildungen hervorzubringen beabsichtigt; er glaubte auch in der That, solche hervorgebracht zu haben, erkannte dies aber später selber als Irrthum (s. 1, Bd. II. pag. 517). Mir war es von vorn herein als unmöglich erschienen, die Diffusion von der Eischale aus derartig gegen den Keim hin zu lokalisiren, dass das Wachsthum so kleiner Theile von da aus entsprechend lokalisirt werden könnte. Außerdem aber hielt ich die bei diesem Experiment als Voraussetzung angenommene Wirkungsweise, dass die Anlagestelle der embryonalen Achsentheile und die Anlage dieser Theile selber durch die Sauerstoffzufuhr bewirkt werde, nicht für zutreffend (s. 1, Bd. II. pag. 323). Ebenso hatte A. Rauber (25) einen solchen Versuch beabsichtigt, indem er gegen den Keimring von Forelleneiern einen Stift andrückte; auch er glaubte irrthümlicher Weise dadurch eine Doppelbildung hervorgebracht zu haben.

Nach früher (während meiner Studienzeit im Jahre 1874) angestellten anderen Versuchen an Hühnereiern (s. 1, Bd. II. pag. 153) wandte ich zuerst im Jahre 1882 den »bestimmt lokalisirten Anstich des Eies«, später die Tödtung ganzer Furchungszellen mit der heißen Nadel, außerdem, auf späterer Stufe der Entwickelung, das Aufschneiden der Blastula, Gastrula und des jungen Embryo, sowie das Ausschneiden von Stücken des letzteren an. Die Lokalisation des Eingriffes am Ei resp. am Embryo wurde auf eine Zeichnung des Gebildes eingetragen und der Gang der Entwickelung der so beeinflussten Eier wurde theils durch äußere Besichtigung, theils durch Mikrotomirung vieler Eier, welche nach möglichst gleichen Eingriffen auf verschiedenen Stadien der Entwickelung aufgehoben waren, beobachtet. Daher konnte auch die Reihe der formalen Folgen des Eingriffes ermittelt und direkt auf den Eingriff bezogen werden, wodurch zunächst eine Orientirung über die Natur einiger Hauptprobleme der embryonalen Entwickelung gewonnen wurde. Außerdem wurden im Jahre 1883 durch andere Versuche auch einige specielle Fragen von mir in Angriff genommen, so die Fragen nach der Zeit und Ursache der Richtungsbestimmung der Medianebene des künftigen Embryo im Ei. In demselben Frühjahre stellte Pflüger seine bekannten Versuche über die Wirkung der Schwerkraft auf das Ei an, mit welchen er zugleich eine neue wichtige Versuchsmethode, die künstliche Zwangslage des Eies, einführte.

Seit dieser Zeit sind die causal-analytischen morphologischen Versuche in der embryologischen Forschung zu sehr verbreiteter Anwendung gekommen; dies theilweise auch bei Forschern, welche nicht die Absicht aussprachen, Entwickelungsmechanik treiben zu wollen, letztere aber gleichwohl förderten. Wir erinnern promiscue an die bedeutenden experimentellen Arbeiten von G. Born, D. Barfurth, Chabry, M. Nussbaum, Br. Hofer, A. Gruber, H. Driesch, K. Fiedler, C. Herbst, E. G. Balbiani, T. H. Morgan, Boveri, O. Schultze, G. Wolff, P. Mitrophanow, Seeliger, J. Loeb, R. Zoja, A. Herlitzka, U. Rossi, H. E. Crampton, E. B. Wilson, H. Endres, W. W. Norman, C. B. Davenport u. A. Daneben sind zugleich auch die anderen Arten des »morphologischen Experiments« erfreulicher Weise wieder mehr in Aufnahme gekommen.

Da der causal-analytische morphologische Versuch für die Entwickelungsmechanik, für die Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen, die ihr eigene specifische Forschungsmethode darstellt, obschon sie auch die Ergebnisse aller anderen Experimente, sowie der vergleichenden und deskriptiven Forschungen möglichst für sich verwerthet und ihrer bedarf, so haben wir nun nach dem eigentlichen Wesen dieses Versuchs zu fragen.

Das Wesen des causal-analytischen morphologischen Versuchs besteht darin, dass eine einfache oder komplexe ursächliche Komponente (oder auch eine eng verknüpfte ganze Gruppe solcher Komponenten) des organischen Gestaltungsgeschehens verändert wird, und dass wir einerseits sowohl die dadurch bewirkte Abänderung des normalen Gestaltungsgeschehens vollständig beobachten, wie andererseits auch die von uns abgeänderten ursächlichen Komponenten wenigstens so weit ermitteln, um die Änderungen der Gestaltung auf diese Ursachen beziehen zu können.

Um einen solchen Versuch anzustellen, ist Mancherlei zugleich erforderlich. Dazu gehört zunächst, dass bei allen Wiederholungen desselben Versuchs nach Art und Ausdehnung ganz die gleichen Ausgangsänderungen von uns vorgenommen resp. hervorgebracht werden; was häufig sehr schwer zu erreichen wie zu kontrolliren ist.

Zweitens ist diese Ausdehnung und Art der durch unsere Einwirkung veranlassten Änderung von Gestaltungsursachen sicher zu ermitteln; dies ist oft gleichfalls eine sehr schwierige Aufgabe. Durch letzteres wird der Versuch erst zu einem »bestimmten«, auf eine bestimmte, also uns bekannte Ursache zu beziehenden und damit erst zu einem analytischen, das heißt zu einem Versuch,

der zu einer Analyse des normalen Gestaltungsgeschehens in seine einzelnen ursächlichen Wirkungsweisen führen kann.

Letzteres ist jedoch erst dann der Fall, wenn, drittens, die Folgen dieser Einwirkung richtig und vollständig ermittelt worden sind; wiederum eine oft sehr schwierige Aufgabe. Diese Aufgabe ist meist nicht durch die in der deskriptiven Forschung gebräuchliche »Konservirung von Entwickelungsstadien« in genügendem Maße zu erreichen; sondern sie macht außerdem kontinuirliche Beobachtung nöthig.

Um alle diese Aufgaben zu lösen, sind häufig sogar Variationen, und zwar sehr weitgehende Variationen des Versuchs nöthig. Auch diese müssen bewusste, von uns gekannte sein, damit wir wieder die Änderungen des Resultates auf Änderungen des Eingriffes beziehen können. Das heißt also, es müssen oft, um ein Experiment richtig zu deuten, mehrere Experimente etwas verschiedener Art angestellt werden, damit ihre Deutungen sich gegenseitig kontrolliren und sichern.

Haben wir von vorn herein, also schon beim Beginne des Versuchs eine gestaltliche Komponente im Auge, die wir abzuändern streben, so ist der Versuch ein »analytisch geplanter«. Dabei ist uns also die abzuändernde Komponente schon als solche bekannt, oder sie wird wenigstens vermuthet. Aus unserer Absicht und unserem Bestreben folgt aber keineswegs, dass die Ausführung des Versuchs auch wirklich gerade diese Komponente trifft; wir können oft nicht erreichen, dass die Einwirkung sie vollständig, sie allein, ja manchmal kaum, dass sie sie überhaupt trifft. Ob dies wirklich geschehen ist, muss erst entsprechend dem obigen zweiten Erfordernis sorgfältig geprüft und ermittelt werden.

Gelingt es uns wirklich, die Folgen unseres Eingriffes auf die richtigen, also auf die wirklich abgeänderten ursächlichen Komponenten zu beziehen, somit die Gesammtheit der bei der Einwirkung betheiligten Komponenten zu ermitteln und ihren Antheil an dem neuen Resultat richtig abzuschätzen, ohne den eventuellen Antheil anderer Komponenten zu übersehen, so ist der Versuch ein »analytisch durchgeführter«. Dies zu erreichen, muss das Ziel jedes causalen Versuchs sein. An nicht gelungener resp. überhaupt nicht versuchter »analytischer Durchführung« sind die bereits in früherer Zeit, von den auf pag. 137 genannten Autoren ausgeführten morphologischen Experimente am Ei und Embryo wenigstens in dem Sinne gescheitert, dass sie keine für die »exakte« causale Forschung verwendbaren Ergebnisse geliefert haben, obschon sie zur Rubrik der »causal-morphologischen Versuche« gehören. Sie stellen

keine »causal-analytischen«, sondern nur »causal-unbestimmte« Versuche dar.

Das Ziel des analytischen Versuchs kann auch erreicht werden, wenn der Versuch von vorn herein nicht »analytisch geplant« ist, sondern selbst, wenn bloß ein zunächst »unbestimmter Versuch« beabsichtigt wurde. Dies kann in der Art geschehen, dass man statt im Voraus bestimmte Theile eines Eies oder Embryo abzuändern, die Eier resp. Embryonen einer allgemeinen, gleichmäßigen Änderung von Verhältnissen, z. B. der Änderung der Wärme (oder des Salzgehaltes, des Sauerstoffgehaltes etc.) des umgebenden Mediums aussetzt, sofern sich hierbei ergieht, dass durch diesen allgemeinen Eingriff in Wirklichkeit bloß einige ursächliche Komponenten abgeändert werden, und sofern es uns gelingt, diese zu ermitteln, und also den Erfolg auf die Abänderung dieser Komponenten zu beziehen. Der erste Versuch war also dabei gleichsam bloß ein Orientirungsversuch; die »analytische Prüfung des Ergebnisses« machte ihn nachträglich zu einem analytischen. Bei solcher Prüfung müssen aber gewöhnlich selber wieder viele neue Versuche angestellt werden.

Es ist also zu einem analytischen Versuche nicht nöthig, dass er von vorn herein analytisch geplant war; sondern das analytische Versuchsstadium kann auch zu jeder späteren Zeit erst beginnen, sobald wahrgenommen wird, dass mit einer bestimmten, das heißt, aus ihrem Ort und ihrer Art nach bekannten Einwirkung bestimmte, das heißt immer dieselben und von uns ermittelten Folgen verknüpft sind; danach können dann beide, Einwirkung und Folgen, genauer ermittelt werden.

Hat man dagegen von vorn herein ein bestimmtes Ziel, die ursächliche Erforschung eines bestimmten Gestaltungs-»Vorganges« im Auge, dann muss man auf Mittel sinnen, diesem speciellen Zwecke nahe zu kommen; dann muss man von vorn herein analytisch planen; und es ist die Hauptsache, die wirklichen (nicht bloß die vermuthungsweise) diesen Vorgang bestimmenden Ursachen aufzufinden. Bei diesem Aufsuchen muss dann zumeist nach dem oben mitgetheilten analytischen Schema verfahren werden; es sind zunächst die Ursachen der Zeit, des Ortes und eventuell der Größe des Geschehens zu ermitteln, ehe die Erforschung der Ursachen der Qualität des Vorganges mit Erfolg in Angriff genommen werden kann (Beispiel s. 1, Bd. II. Nr. 16, 20 und 21).

Um nun einen solchen analytischen Versuch planen zu können, muss ihm nothwendig das analytische Denken voraus-

gegangen sein; und um ihn als solchen durchführen zu können, muss dieses Denken ihn stetig, das heißt in jeder Phase des Versuchs und bei jeder einzelnen Beobachtung begleiten.

War die Voranalyse und die auf sie gegründete heuristische causale Hypothese falsch, so wird auch die erste In-Angriff-Nahme in Bezug auf den speciellen Zweck des Versuchs eine falsche sein. Das schließt aber noch nicht aus, dass der Versuch selber nicht nachträglich doch ein »analytischer« wird, nämlich dann, wenn es durch sorgfältige Beobachtung, durch erneute analytische Prüfung und durch entsprechende Variationen des Versuchs gelingt, die bei dem Versuchsergebnis betheiligten Komponenten aufzufinden, und ihren Antheil an der beobachteten, vom Normalen abweichenden Wirkung richtig zu beurtheilen.

Das analytisch durchgeführte, also das gelungene »analytische, causal-morphologische Experiment« ist der Zauberstab, mit dem Licht in viele jetzt dunkle und Vielen sogar unerforschlich scheinende Geheimnisse der bildenden organischen Natur gebracht werden wird. Und die wenigen bis jetzt, sei es zufälliger Weise oder in Folge strenger Durchführung gelungenen solchen »causal-analytischen« morphologischen Versuche sind es, denen wir das Wesentliche unserer jetzigen speciellen ursächlichen Einsicht in die Vorgänge der organischen Gestaltung verdanken[1].

Es wurde schon angedeutet, dass das Ziel eines analytischen Experiments oft nicht gleich vollkommen erreicht werden kann, dass der Experimentator sich sowohl über den unmittelbaren Wirkungsumfang eines vorgenommenen Eingriffes, wie über die wesentliche, durch ihn veränderte Komponente zunächst täuscht; und dass trotz beabsichtigter gleicher Wiederholungen doch verschiedene Einwirkungen vorkommen; alsdann wird auch der Erfolg bei den einzelnen Versuchen am gleichen Objekt verschieden ausfallen. Nicht selten werden daher öftere, ja jahrelange, wohldurchdachte oder auch zufällig in günstigerer Weise variirte Wiederholungen der Versuche nöthig sein, bis eine Versuchsanordnung gefunden wird, bei welcher konstante Resultate sich ergeben; womit dann auch für richtige Folgerungen aus den Resultaten wenigstens der Grund gelegt ist. Trotzdem

[1] Jüngst sind zwei werthvolle, eng an unsere Richtung sich anschließende Werke erschienen: C. B. Davenport's »Experimental morphology« und soeben Thom. H. Morgan's: »The development of the frog's egg, an introduction to experimental embryology«, welche verschiedene Abtheilungen des biologischen Experiments zusammenfassen.

werden Irrthümer auch dann noch nicht ausbleiben; und durch neue andersartige Versuche wird oft die Bedeutung früherer Versuche geändert werden, und Nachprüfungen der letzteren durch neue Variationen derselben werden sich in Folge dessen als nöthig erweisen.

Wir wollen uns das Wesen solches causal-analytischen Versuchs an einem bis in's Specielle verfolgten Beispiele noch etwas klarer machen und dazu ein Beispiel nehmen, welches einen von unserem Gegner Hertwig angefochtenen Fall betrifft.

Nachdem durch meine ersten, im Jahre 1882 begonnenen Anstichversuche am Froschei ermittelt worden war, dass durch den dadurch bewirkten Defekt am Eimaterial und durch die Störung der Anordnung des Materials keine neuen Arten von Bildungen veranlasst werden, sondern dass im Gegentheil normal gestaltete Embryonen mit bloß lokalen Defekten und lokalen Störungen entstehen (1, Bd. II. pag. 180), strebte ich zu ermitteln, ob jede der beiden ersten Furchungszellen des Eies, von denen die eine ihrer Lage und ihrem Materiale nach der rechten, die andere der linken Körperhälfte des späteren Embryo entspricht, für sich allein auch die Kräfte also Wirkungsfähigkeiten zur Bildung eben dieser Körperhälfte enthält, oder ob im Gegentheil das Zusammenwirken beider Hälften zur Entwickelung des Embryo nöthig ist.

Ich suchte daher die eine von beiden Zellen durch Anstich mit einer heißen Nadel ganz zu tödten und so diese, allerdings an sich sehr komplexe Komponente des Entwickelungsgeschehens ganz aus diesem Geschehen auszuschalten. Dieser analytische Versuch gelang oft recht gut; und es zeigte sich, wie wohl genügend bekannt ist, daß aus der überlebenden der beiden ersten Furchungszellen ein rechter resp. linker halber Froschembryo hervorging. Die Methode dieser Versuche ist von mir in allen wesentlichen Theilen angegeben worden.

Hertwig hat dann einige Jahre später diese Versuche nachzumachen versucht; aber im Gegensatz zu mir hat er bei seinen Versuchen angeblich das Resultat erhalten, dass aus einer der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies nach Tödtung der anderen stets ein ganzer wohlgebildeter Embryo mit nur einigen kleinen Störungen resp. Defekten am hinteren Körperende entstand. Größer können die Gegensätze der Ergebnisse nicht gut sein. Woran lag diese Verschiedenheit? Daran, dass Hertwig's Nachversuche nicht analytisch angestellt, durchgeführt und gedeutet waren; denn er hatte die andere Furchungszelle nicht ganz ausgeschaltet; sondern in dem Maße als mehr denn ein halber Embryo gebildet worden war, hatte (wie man unmittelbar aus

seinen Abbildungen ersehen kann) auch mehr als die Hälfte des Eies dazu Verwendung gefunden. Diesen Thatbestand hat HERTWIG übersehen. Weil er mit der heißen Nadel in die eine Zelle hineingestochen hatte, hat er ohne Weiteres angenommen, dass dasjenige, was danach entstand, nur von dem Material der nicht operirten Furchungszelle herstamme; obschon die Massenverhältnisse das Gegentheil zeigten, und obschon ich eingehend die oft sehr früh schon, nämlich bereits nach den ersten Furchungen der normalen Hälfte erfolgende Mitverwendung von Material der operirten Eihälfte geschildert hatte.

O. HERTWIG hat überhaupt bei seinen Nachversuchen die Beobachtung und Prüfung aller derjenigen Momente unterlassen, die nöthig sind, um den Versuch zu einem analytischen zu machen. Erstens hat er nicht bald nach der Operation, sowie am Tage danach sich überzeugt, dass wirklich eine ganze Eihälfte und zwar die ganze, der operirten Furchungszelle entsprechende Eihälfte an der Entwickelung unbetheiligt blieb. Da wir den Effekt der Nadel nicht genau genug mit der Hand reguliren können, muss und kann aber auch die nachherige baldige und wiederholte prüfende Auslese aus den vielen operirten Eiern diesen Mangel ausgleichen.

Es kommt ferner vor, dass die Wirkung der heißen Nadel sich an einer Stelle etwas auf die andere Furchungszelle erstreckt; und man erhält in Folge dessen manchmal Embryonen, die erheblich weniger als eine Hälfte darstellen, indem besonders an der Bauchseite und hinten ein Defekt ist (der Mechanismus der Entstehung dieser Art von Defektbildung ist erst noch zu erforschen). Andererseits ist es sehr häufig, dass die operirte Furchungszelle nicht in toto unverwendbar gemacht worden ist[1]) und daher manchmal sehr frühzeitig mit in

[1]) Es ist am Anfang der Laichperiode sehr schwer, eine der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies ganz zu tödten, ohne die andere Zelle mit zu schädigen. Leichter gelingt dies am Ende der Laichperiode, also zu einer Zeit, in der viele Eier schon etwas gelitten haben. Und bei den letzten noch entwickelungsfähigen Eiern der im Laboratorium getrennt aufbewahrten brünstigen Frösche, also bei starker Verzögerung der Laichung, entstehen sogar nicht selten durch spontanes Absterben einer der beiden ersten Furchungszellen die schönsten Hemiembryonen ganz ohne unser Zuthun; operirt man in diesem Stadium, so erhält man sehr viele reine und alte Halbbildungen, da die zersetzte andere Eihälfte nur durch den sehr langsamen »dritten« Reparationsmodus und daher erst spät und nur unvollständig mit in Verwendung gezogen werden kann.

Es sei noch erwähnt, dass es mir auch gelungen war, durch Postgeneration der zuerst gebildeten Halbbildungen, und zwar selbst ohne Verwendung von Material der anderen Eihälfte, »nachträglich« ganze Embryonen, somit aus bloß halben Eiern entstehen zu lassen (1, Bd. II. pag. 797).

Verwendung gezogen wird, so dass sich ein Theil derselben bloß einige Stunden später furcht als die andere Eihälfte. Durch Kombination dieser beiden Versuchsmängel ist es bedingt, dass man manchmal Bildungen erhält, die eine Zeit lang halbe oder wenig mehr als halbe Embryonen darstellen, welche aber nicht mit der Medianebene abschneiden, sondern welche z. B. beide Medullarwülste (somit auf der dorsalen Seite zu viel) haben, während auf der Bauchseite zufällig ein, annähernd oder ganz entsprechend großes Stück fehlt, wodurch sie sich deutlich von den bloß aus einer Furchungszelle abstammenden Halbbildungen unterscheiden.

Weiterhin grenzen sich Hertwig's »fast ganze Embryonen« mit ihrem äußeren Keimblatt auch nicht gegen die an der Entwickelung nicht betheiligte Dottermasse ab; sondern so weit mehr vorhanden ist, als zum halben Embryo gehört, umschließt der Ektoblast die zweite Eihälfte, liegt somit auf der äußeren, also freien, gegen die Gallerthülle des Eies gewendeten Oberfläche des nicht in Zellen zerlegten Dotters: wieder ein Beweis, dass das Plus des Ektoblast nicht der ersten, sondern der zweiten Eihälfte zugehört. Alle diese Verhältnisse, deren Erkennung und richtige Deutung das analytische Wesen des Versuchs ausmachen, hat Hertwig bei seinen Nachversuchen übersehen und auch in seiner jetzigen Schrift, trotz meiner ihm darüber bereits gemachten Vorhaltungen, nicht zu würdigen vermocht.

So ist denn statt des von mir ausgeführten analytischen Versuchs über die Frage, was eine von der Natur selber abgegrenzte Eihälfte für sich allein zu bilden vermag, von Hertwig bloß mein allererster Orientirungsversuch nachgemacht worden, ohne dass Hertwig diesen fundamentalen Unterschied bemerkt hätte. Sein Ergebnis war dem entsprechend ganz dasselbe als bei meinem Orientirungsversuch: nach lokalen Defekten am Ei können wohlgebildete, fast ganze und nur mit einem lokalen Defekte behaftete Embryonen entstehen[1]).

[1]) Außer diesem missglückten Nachversuch hat Hertwig, wie vorher viele deskriptive Beobachtungen Anderer, in letzter Zeit auch mehrere Versuche von anderen Autoren und von mir nachgemacht, so die Anwendung der Platten- und Röhrenpressung, der Schultze'schen Umkehrung, der Salzlösungen und der Centrifuge auf Eier, zuletzt an anderem Materiale Born's Verwachsungsversuche. Davon sind ihm einige, die sich in einfacheren Verhältnissen bewegen, besser geglückt; aber auch bei ihrer Durchführung und Deutung macht sich der Mangel »causalen, analytischen Denkens« Fehler bildend bemerkbar.

Gleichwohl bezeichnete HERTWIG auf Grund seiner Versuche meine Angaben als falsch, indem er behauptete, ich hätte, wie er, ganze Embryonen nur mit vielleicht etwas größerer Störung der Organanlagen auf der einen Hälfte gehabt als er; er that dies, obschon mitgetheilt worden war, dass bei vielen meiner Eier der Dotter der ganzen zweiten Eihälfte zersetzt und gar nicht in Zellen zerlegt war, wie ich dies auch abgebildet und auf mehreren Versammlungen (Naturforscher- und Anatomenversammlungen) demonstrirt habe.

Da HERTWIG versäumt hatte, genügend oft (auch Nachts) zu beobachten, um den wirklichen formalen Bildungsgang seiner Embryonen zu kennen, behauptete er, die von mir beschriebene Postgeneration, welche den halben Embryo nachträglich ergänzen kann, existire gleichfalls nicht, sie existire ebenso wenig, wie nach seiner Meinung die halben Embryonen.

Man muss also bei einem analytischen Versuche streng prüfen, ob er in seiner Anstellung, Durchführung und Deutung auch wirklich ein analytischer ist, d. h. ob wirklich bloß diejenigen Komponenten, auf deren Änderung wir die Änderung des gestaltenden Geschehens beziehen, ganz aufgehoben resp. allein geändert waren; ob nicht vielmehr zugleich noch andere Komponenten des Geschehens aufgehoben oder alterirt worden sind. Das ist nicht immer, ja wohl nur selten in so vollkommenem Maße direkt zu erkennen, wie in dem hier als Beispiel aufgeführten Versuche. Nicht selten werden wir daher erst später einsehen, dass ein Versuch, den wir als analytisch durchgeführt und gedeutet beurtheilt haben, es doch nicht ganz gewesen ist.

Diese Vermuthung ist auch für den soeben erörterten Versuch noch nachträglich aufgetaucht, wie zur Vervollständigung und zur Belehrung über die auf unserem Gebiete bestehenden Schwierigkeiten noch näher mitgetheilt sei.

Bei den Anstichversuchen mit der heißen Nadel an Froscheiern tritt überhaupt nur wenig Dotter aus dem Ei aus (wenn $^1/_6$ des Eidotters oder mehr austritt, sterben nach meinen Erfahrungen die Froscheier ab). Es liegt also neben der unverletzten Zelle die Masse der angestochenen Zelle, nur um Weniges vermindert; und beide Massen werden durch die enge, sie gemeinsam umschließende Dotterhaut gegen einander gepresst. Die bestenfalls ganz todte Eihälfte wirkt daher doch noch etwas abplattend auf die lebende Hälfte. Mannigfache neuere schöne Versuche von DRIESCH, ZOJA,

T. H. Morgan u. A. haben nun ergeben, dass die abgeplattete Gestalt, die »Halbeigestalt« der Furchungszelle als ein wesentliches Moment für die erste Auslösung der Bildung eines halben Embryo aus dieser Furchungszelle anzusehen ist, wenn auch danach (also nach der Auslösung) die ganze Halbentwickelung selber »selbständig« stattfindet; letzteres bedeutet: es werden Tausende von Einzelheiten nur bloß einer Körperhälfte entsprechend gebildet, ohne dass irgend eine weitere gestaltende Einwirkung von der anderen Eihälfte her nöthig wäre, im Gegensatz zu Hertwig's Behauptung, dass die Entwickelung nur unter steter gestaltender Zusammenwirkung aller Theile des Ganzen, also auch nur zu einem Ganzen vor sich gehen könne.

Ich habe damals in meiner ausführlichen Mittheilung des Jahres 1888 (s. 1, Bd. II. pag. 451) bereits die »halbkugelige Gestalt« des Dottermaterials und deren einstellende Wirkung auf die eventuell verschiedenen Kernbestandtheile als eventuelle Ursache der Produktion der Halbbildung mit in Erwägung gezogen; doch sprach zu jener Zeit noch keine Erfahrung für eine solche Wirkung. Auch ist, was meine Opponenten übersehen haben, die Nothwendigkeit dieser abplattenden Wirkung der todten Hälfte für die Bildung der halben Froschembryonen nicht erwiesen. Denn ich beobachtete, dass nach Herausspülung des Inhalts der einen von beiden Furchungszellen aus der Eihülle, die andere Zelle noch kurze Zeit ihre Abplattung etwa ebenso weit behielt, wie eine isolirte Seeigelblastomere, die sich zu einer Semiblastula entwickelt. Selbst wenn sich die Froscheizelle noch etwas mehr gerundet hätte, so wäre noch nicht erwiesen, dass dieser Grad der unvollkommenen Abrundung schon genügte, um statt einer Halbbildung sogleich eine Ganzbildung »auszulösen«.

Bei diesem Versuche platzt nach wenigen Sekunden stets die ganz isolirte erste Froschblastomere in der Nähe der Mitte der früheren Trennungsmembran beider Zellen auf, wohl weil die Membran an dieser Stelle noch nicht fest genug gebildet ist. Wenn somit auch vielleicht die »Anwesenheit« der todten Eihälfte nicht zur Erhaltung derjenigen abgeplatteten Gestalt nöthig ist, durch welche die Auslösung einer »Halbbildung« bedingt wird, da die Randtheile der Grenzlamelle schon fest genug sind, um diese Form genügend zu erhalten; so ist sie doch wenigstens eine kurze Zeit lang zur Leistung des Gegendruckes nöthig, um dem Aufplatzen der neugebildeten Grenzschicht und damit dem Absterben

so lange vorzubeugen, bis letztere Schicht dick genug ist, um sich selber zu erhalten; welch letzteres beim Froschei eben erst während der nächsten Theilungen geschieht.

Man sieht, wie subtil die causalen Beziehungen sind, und wie vielseitige Versuche nöthig sind, bis das wahre Ergebnis eines anscheinend sehr gut gelungenen analytischen Versuchs bis in alle an ihm betheiligten Komponenten erkannt ist; auch ist bei der speciellen Deutung dieses Versuchs immer noch Vieles dunkel.

Über die Art des gleichfalls, und zwar durch besondere äußere Einwirkungen, möglichen Zustandekommens sofortiger Ganzbildung aus halben Froscheiern bestehen zur Zeit noch entgegengesetzte Auffassungen. Trotzdem einige Autoren bereits glauben, diese Versuche ganz richtig gedeutet zu haben, werden zur wirklichen Entscheidung darüber, durch welche Wirkungsweisen von Zellleib und Zellkern in sich sowie auf einander diese Bildungen hervorgebracht werden, noch überaus viele, zum Theil auf ganz anderen Gebieten angestellte Versuche nöthig werden; da die bestimmenden Verhältnisse hier durchaus innere, zum wesentlichen Theile unsichtbare sind, und da bei diesen Gestaltungen auch wohl verschiedene universelle Gestaltungsprincipien betheiligt sind.

Hätte aber je durch die Beobachtung des normalen Geschehens ermittelt werden können, dass die gestaltenden Wirkungsweisen und die Kräfte zur Bildung einer Körperhälfte in je einer der beiden ersten Furchungszellen enthalten sind? Dass die Gestalt und Anordnung des Dotters dieser Zellen bewirkt, ob eine Halb-, Ganz- oder Mehr-als-halb-Bildung entsteht? Wie hat sich die frühere Generation vergeblich über die Ursachen der Doppelbildungen abgemüht, von denen wir jetzt viele Arten und zwar auf verschiedene Weise (z. B. primär: von vorn herein oder sekundär: unter Betheiligung von Postgeneration) künstlich hervorbringen können?

In Folge aller der erwähnten Schwierigkeiten ist auch ein erheblicher Theil der zur Zeit im Interesse der Entwickelungsmechanik angestellten Versuche noch nicht in die Rubrik des »analytischen Versuchs« im vollen, oben definirten Sinne gehörig aufzufassen; ganz abgesehen davon, dass manche Experimentatoren dies überhaupt nicht erstrebt haben, sondern nur »unbestimmte« Versuche, also Versuche ohne speciellen analytischen Zweck, und ohne analytische Durchführung anzustellen beabsichtigten, ähnlich wie solche früher schon von Dareste und Panum u. A. angestellt wurden. Dahin gehört zum Theil die neuerdings wieder in Aufnahme gekommene, aber nunmehr

genauere Ermittelung der gestaltenden Folgen der »gleichmäßigen« Abänderung allgemeiner äußerer Umstände, wie die Bebrütung bei etwas subnormaler Temperatur, die Prüfung der Wirkung von partiellem Sauerstoffmangel, von Kohlensäureanhäufung, von Salzlösungen als Medium statt reinen Wassers etc., in so weit es dabei noch an der genügenden Analyse der Ergebnisse bis auf die geänderten speciellen gestaltlichen Komponenten fehlte; was allerdings bei solchen Versuchen, die meist mehrere »Komponenten« zugleich ändern, auch recht schwierig sein kann.

Doch können durch Variationen der Versuche, durch sehr sorgfältige Verfolgung der Änderungen und durch scharfsinnige Deutung die besonderen Folgen dieser verschiedenen Faktoren zum Theil ermittelt werden. Wir erinnern hier an die wichtigen Folgerungen, welche CURT HERBST (20) aus seinen Lithiumlarven der Seeigel gezogen hat. Es ist sehr zu bedauern, dass der Autor diese von ihm mit so schönem Erfolge angewandte und zum Theil bereits bis zur analytischen Methode durchgeführten, und daher weitere reiche Ergebnisse versprechenden Versuche vorzeitig, das heißt, bevor diese Ernte von ihm eingeheimst ist, verlassen hat.

Dass man auch bei Abänderung allgemeiner Umstände, wie des ganzen das Ei direkt umgebenden Mediums rein zufälliger Weise zu einem analytischen Versuch kommen kann, habe ich selber einmal erfahren. Die Räume der alten Anatomie zu Breslau, in denen ich arbeitete, waren so feucht, dass ich bei meinen Anstich- und einigen anderen Versuchen einen steten Kampf gegen die Verschimmelung der Eier zu führen hatte, damit die Eier nicht schon vor der Ausbildung der Medullarwülste abstarben. Nachdem sich gezeigt hatte, dass Karbolsäure auch bei Anwendung einer sehr schwachen Lösung und bei nur einmaliger Abspülung der Eier doch als tödliches Gift wirkte[1], wandte ich im Frühjahr 1889 probeweise Lösungen von Borsäure zum Abspülen an. Danach beobachtete ich, außer einer geringen Schutzwirkung gegen Schimmelbildung, dass bei vielen Eiern die ganze Medullarspalte grau wurde und die Zellen derselben abfielen, bei zunächst normaler äußerer Beschaffenheit des übrigen Ektoderms. Die diffuse Einwirkung hatte also anscheinend

[1] Die Gallerthüllen der Froscheier werden auch nach einmaliger Anwendung sehr schwacher Karbolsäurelösung zum Abspülen trotz häufigen Nachspülens mit reinem Wasser innerhalb 24 Stunden violett und danach allmählich dunkelbraun, so dass die Substanz der Gallerthülle ein sehr feines Reagens auf Karbolsäure darstellt.

nur eine einzige Organanlage, diese aber in toto zerstört, wie man es nicht schöner wünschen konnte. Der Versuch wurde daher nun sogleich absichtlich erneuert und durch Anwendung verschiedener Koncentrationen variirt, um Embryonen ohne Centralnervensystem zu erhalten und so zu erkennen, welche Organanlagen und Formbildungen bei diesem Defekte möglich seien. Die Medullarfurche wurde überwachsen und geschlossen. Bei der Mikrotomirung zeigte sich auch der Hohlraum des Rückenmarkkanals dicht mit abgestorbenen abgefallenen Zellen erfüllt; aber leider waren an der Wand neue Zellen entstanden, die ein neues Medullarrohr, wenn auch erst mit abnorm dünner Wandung, formirten, so dass unsere Hoffnung zu nichte geworden war. Immerhin zeigten jüngere und ältere Stadien noch manche andere interessante Befunde wie Framboisia interna, Hervorwachsen der Nasengruben statt nach innen, nach außen (Teleskopform der Nase) (s. 1, Bd. II. pag. 887 Anm.).

Aus der großen Zahl der seit vielen Jahren angestellten biologischen Experimente sind es eben die wenigen, sei es durch Scharfsinn und Ausdauer, oder zufälliger Weise gelungenen analytischen Experimente, denen wir unsere bisherigen exakten Kenntnisse über die erhaltenden und gestaltenden Lebensvorgänge sowie über deren Ursachen verdanken.

In der Schwierigkeit, das Experiment am Lebenden zu einem analytischen zu machen, liegt der Grund von Joh. Müller's reservirtem, ja abfälligem Urtheil über das Experiment am Lebenden, ein Urtheil, das von Hertwig weit über Gebühr bewerthet und ausgedehnt wird.

Es ist mit dem Experimentiren ähnlich wie mit dem Schießen: das Schießen an sich, das Schießen ins Blaue ist sehr leicht, aber das Treffen eines bestimmten Zieles ist weniger leicht; letzteres ist aber die Hauptsache.

Meiner oben erwähnten Formulirung der Nothwendigkeit, dass dem analytischen Versuch das analytische Denken und auf Grund desselben die Aufstellung causaler Hypothesen vorausgegangen sein muss; und dass dieses Denken den Versuch in jeder Phase desselben und bei jeder Beobachtung begleiten muss, stellt Hertwig in für ihn bezeichnender Weise heut zu Tage noch den Ausspruch Johannes Müller's als selbstverständlich richtig und allgemein giltig gegenüber (pag. 82):

»Entweder experimentirt man ins Gerathewohl und fängt hinterher zu betrachten an; oder zum Wohl einer vorgefassten Meinung

wird so lange experimentirt, bis die Erfahrung, wie man sich auszudrücken pflegt, mit der Theorie zusammenstimmt.«

Das Letztere trifft allerdings bei HERTWIG's Anstichversuchen und ihrer Interpretation vollkommen zu; sonst hätte er nicht alle wesentlichen Momente dieses Versuchs übersehen können.

Für uns besteht eine solche Alternative, »vorher und nachher« nicht, sondern wir folgen darin einem anderen Ausspruch JOH. MÜLLER's: »Beobachten ist ja selbst die wichtigste physiologische Operation; was ist Beobachten Anderes, als das Wesentliche in den Veränderungen, das dem Beweglichen Immanente von dem Zufälligen zu trennen.«

Wenn man, wie ich forderte (s. o. pag. 86), »alle verschiedenen« Denkmöglichkeiten vorher erschöpft hat, um für alle die Augen offen zu haben, müsste man nach HERTWIG's Ausspruch also über dieselbe Sache das Verschiedenste, sich Widersprechende »finden«. Jeder erfahrene Experimentator weiß zudem, dass, selbst wenn man vorher alle Möglichkeiten des zu behandelnden Falles erschöpft zu haben glaubt, während der Prüfung am Objekt gewöhnlich eine große Anzahl neuer Möglichkeiten auftaucht, weil sich die Verhältnisse zum Theil als andere erweisen als wir sie uns vorher gedacht hatten. Man muss daher scharf beobachten, sofort das neu Erkannte denkend verarbeiten, um nach JOH. MÜLLER das Wesentliche desselben zu erfassen und es auf seine mögliche Bedeutung zu prüfen, damit man das operirte, sich vor unseren Augen entwickelnde Ei etc. auf die neu aufgetauchten Möglichkeiten hin neuerdings beobachten und eventuell die letzten Eier der Laichperiode für neue, der geänderten Sachlage angepasste Experimente verwenden kann, um nicht bis zur nächsten Laichperiode, also ein Jahr, mit der Weiterführung der Untersuchung warten zu müssen.

Was im einzelnen Momente bei dem raschen Ablauf der embryonalen Entwickelung übersehen oder verpasst ist, wenn z. B. ein für die Deutung des formalen Endergebnisses (welch letzteres wir ja meist fixirt aufbewahren können) wichtiges Zwischenstadium, weil es in die Nacht oder in die Mittagessenszeit fiel, nicht gesehen worden ist, oder weil man die besondere Bedeutung eines Zwischenstadiums nicht erfasst hat, ist bei unseren Untersuchungen oft im selben Jahre nicht wieder einzubringen; dies besonders desshalb, weil man nicht ahnt, dass inzwischen etwas für die Deutung Wichtiges geschehen war. Man muss also bei unseren Versuchen immer anwesend und immer frisch genug sein, um keine einzige, sei es auch anscheinend

nur kleine Besonderheit des Geschehens zu übersehen und das Beobachtete gleich auf seine specifische Bedeutung zu prüfen.

Solche experimentelle Forschung ist daher nicht so angenehm wie die rein beschreibende und vergleichende Forschung, bei der man alle wichtigen Stufen konservirt vor sich liegen hat, die Beobachtung jeder Zeit abbrechen und wiederholen kann, und noch in letzter Stunde vor dem Abschluss einer Untersuchung Alles nochmals am vorliegenden Materiale zu prüfen, eventuell noch zuletzt eine neue wichtige Beziehung zu erkennen und das Ganze daraufhin umzuarbeiten vermag. In manchen Fällen ist solches ja auch bei unseren Untersuchungen möglich; doch ist es stets besser, man verfolgt auch den einzelnen Fall selber kontinuirlich, statt bloß verschiedene Stadien von demselben Experiment zu konserviren oder gar, wie Hertwig nach seiner Angabe, durch den Präparator zu vorher angegebener Zeit fixiren zu lassen. In vielen unserer Versuche aber ist das, was in einem Moment des Geschehens verpasst oder nicht gleich als von Bedeutung erfasst worden ist, für lange Zeit verloren, zumal wenn solches in einem Stadium der Untersuchung vorkommt, in dem erst noch nach der günstigsten Versuchsweise gesucht wird. Solches Versehen kann den Gang der Untersuchung sowie die Deutung wesentlich irre leiten.

Für die zur causalen Forschung somit nöthige Voranalyse habe ich für unser Gebiet zunächst ein allgemeines analytisches Aufgabenschema entworfen, bestehend in den Fragen nach dem Ort der Ursachen eines Gestaltungsvorganges (Selbstdifferenzirung oder abhängige Differenzirung des geformten Theiles), ferner nach der Zeit der Bestimmung der Gestaltungsvorgänge, sowie nach den besonderen Ursachen der Größe und Richtung des Geschehens, um erst zuletzt an die schwierigste Frage nach der »Art« der Ursache, nach der ursächlichen Wirkungsweise selber zu gelangen. Bei der Inangriffnahme einer speciellen Aufgabe muss natürlich nun die Analyse der speciellen Verhältnisse in ihre Komponenten hinzugefügt werden.

Die erste Frage, diejenige nach dem Ort der Ursachen für die aus dem Ei hervorgehenden typischen Gestaltungen, erhielt eine angenehme Begrenzung durch den zunächst gelieferten Nachweis, dass äußere gestaltende Einwirkungen für die typische Entwickelung des Froscheies »nicht nöthig« sind, dass also alle die typische Gestaltung »bestimmenden« Kräfte im befruchteten Ei selber gelegen sind (nicht aber die sämmtlichen, die Gestaltung vollziehenden Kräfte).

Ein diesem Aufgabenschema entsprechendes methodisches Arbeiten ist aber, wie ich wohl eingesehen habe, nicht Jedermanns Sache. Viele ziehen es vor, sich nicht auf die analytische Arbeit eines Vorgängers zu stützen, sondern wollen sich höchstens an ein früheres Experiment anlehnen, dies modificiren oder dasselbe auf ein anderes Objekt anwenden. Das ist auch ein fruchtbarer, immerhin aber doch mit einer erheblichen Vergeudung von Kraft und Arbeit verbundener Weg; denn sie müssen dabei Vieles sich neu erringen, sich selber erarbeiten, was von anderer Seite bereits gewonnen war. Freilich ist andererseits auch nicht zu verkennen, dass Jeder an dem Ende anfangen muss, welches seinem Denken am nächsten liegt, und auf diejenige Weise, welche seinen individuellen Anlagen am meisten entspricht; ein Umweg ist schon zu verschmerzen wenn nur tüchtig gearbeitet wird.

Auf dem causal-analytischen morphologischen Versuch beruhen die der Entwickelungsmechanik qualitativ eigenthümlichen, sie von den Resultaten der anderen Forschungsrichtungen unterscheidenden Ergebnisse; und der »neue Weg«, nach dem HERTWIG fragt, ist durch die konsequente Anwendung des causal-analytischen Denkens und Experimentirens auf die Morphologie der Organismen angezeigt.

Ein einziges gelungenes analytisches causal-morphologisches Experiment am Lebenden wird oft mehr und besonders sicherere »causale« Erkenntnis bringen als viele große und ausgezeichnete vergleichend anatomische oder vergleichend entwickelungsgeschichtliche Arbeiten, welche sich allein auf die normalen Gestaltungen stützen; dabei ist es möglich, dass unter ersteren Erkenntnis sein wird, die auf Grund der vergleichenden Forschungsweisen nicht einmal geahnt werden konnte oder, in anderen Fällen, wenigstens nicht geahnt worden ist; wenn auch letzteren Falles vielleicht hinterher die so erkannte Wirkungsweise mannigfache Anwendung auf das von jener Seite her beobachtete normale Geschehen finden wird, so dass man sich sagen wird: das hätte man eigentlich nach den bereits vorliegenden Befunden »vermuthen« können.

Oft wird aber, wie wir ja wiederholt betont haben, das Verhältnis auch das umgekehrte sein, nämlich derartig, dass die Anregung zu einer experimentellen Arbeit Vermuthungen entstammt, welche auf dem Wege der Vergleichung des normalen Geschehens gewonnen worden sind.

Unser Gegner O. HERTWIG freilich hat, wie wir gesehen haben, schon das Specifische unserer Aufgaben der Entwicke-

lungsmechanik nicht verstanden. Das, was er von dem Programm verstanden hat, ist in der That »nicht neu«; sondern es ist nur das von uns bereits Vorgefundene, also dasjenige, an welches wir anknüpften. Dasselbe gilt nun auch von der specifischen Methodik der Entwickelungsmechanik: vom causal-analytischen morphologischen Experiment.

Daher höhnt er auch über den Ausspruch, dass die Entwickelungsmechanik die schwierigste biologische Disciplin sei.

Er meint, dass die Entwickelungsmechanik desshalb nicht schwer sei, weil sie nichts Besonderes, von den Aufgaben der deskriptiven Forschung Verschiedenes zu erforschen habe, da das letzte Geschehen überhaupt nicht erforschbar sei, und meint dabei, dass über das direkt Sichtbare oder sichtbar zu Machende hinaus nichts zu ermitteln sei. Dass noch ein großes Gebiet des Erforschbaren zwischen diesem Sichtbaren und dem an sich unerforschbaren »letzten« Geschehen existirt, ist ihm nicht bekannt. Dieses zwischenliegende Gebiet ist aber gerade das specifische Arbeitsfeld der Entwickelungsmechanik, zu dessen Erforschung sie des causal-analytischen Experiments bedarf.

Ihm, Hertwig, selber ist also jedenfalls das Specifische der Entwickelungsmechanik so neu, ja so heterogen, dass er es gar nicht in sein Bewusstsein aufgenommen, es nicht appercipirt hat. Aber er steht damit, wie ich vermuthe, nicht ganz allein; und zu einem wesentlichen Theil beruht wohl auch die stillschweigende Aversion, der passive und aktive Widerstand mancher deskriptiven und vergleichenden Forscher auf dieser Ursache. Zum mindesten deutet dies Verhalten darauf hin, dass ihnen die entwickelungsmechanische Forschung nicht sympathisch ist.

Auch empfinde ich als Herausgeber des Archivs für Entwickelungsmechanik, welches alles Causale aus den verschiedenen Gebieten der biologischen Forschung in Referaten zusammenzufassen beabsichtigt, schwer den Mangel an Referenten, also an einer größeren Zahl von Mitarbeitern der verschiedenen biologischen Specialgebiete: der vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte, der Variationslehre, der Physiologie, der pathologischen Anatomie, Teratologie, Chirurgie, Orthopädie etc., somit an Referenten, welche bei ihren eigenen besonderen Forschungen zugleich die Interessen der Entwickelungsmechanik im Auge haben. Denselben Mangel spüren zur Zeit die Herausgeber von Jahresberichten und sonstigen referirenden Organen, wie auch von populär-

wissenschaftlichen Zeitschriften. Ich zweifle jedoch nicht, dass sich diese Referenten noch finden werden, wenn erst die Ziele und Aufgaben der Entwickelungsmechanik der jüngeren Generation bekannter geworden sind und einen wesentlichen Bestandtheil ihres wissenschaftlichen Denkens ausmachen werden, wozu diese Schrift hoffentlich beitragen wird.

### IIf. Nothwendigkeit einer schärferen Unterscheidung der Begriffe: Regel, Norm und Gesetz in der Zoobiologie.

Die *Regel* ist der Ausdruck eines *Häufigkeitsverhältnisses* des *empirischen* Vorkommens; sie bezeichnet das Geschehen von mindestens *mehr* als 50 % der »beobachteten vorkommenden Fälle«. Eine »gute« Regel umfasst 90 und mehr Procent der »Fälle«.

Was beim organischen Geschehen in mehr als 50 % der Fälle vorkommt, wird gewöhnlich als das *Normale* bezeichnet; meist aber macht dieses Geschehen über 90 % der Fälle aus. Die anderen Fälle stellen *Abweichungen* von der Norm dar, die je nach ihrer Häufigkeit und Größe wieder in verschiedener Weise: als Varietäten, Abnormitäten, Missbildungen bezeichnet werden.

Damit ist für die *deskriptive* Forschung der Begriff des Normalen erschöpft und die Anwendung des Begriffes Regel bezeichnet. Diese Anwendung wird jetzt auch auf die entwickelungsmechanische Forschung übertragen, indem dabei zugleich der Begriff *Naturgesetz* für identisch mit dem Begriff *Regel* angesehen wird. Letzteres ist jedoch durchaus unzulässig; denn ein *Naturgesetz bezeichnet eine* »*Wirkung*« *angegebener Komponenten*; und da alle Wirkungen beständige sind, das heißt an allen Orten und zu jeder Zeit unter gleichen Verhältnissen in gleicher Weise vor sich gehen, so muss jedes Naturgesetz *ausnahmslos* gelten; es lässt keine einzige Ausnahme zu, oder es ist falsch. Dagegen ist es für die *Richtigkeit des Gesetzes* vollkommen bedeutungslos, wie »oft« es angewandt »vorkommt«, das heißt also, wie oft die *genannten* Komponenten *allein* ohne Betheiligung *anderer*, die Wirkung alterirender Komponenten vorkommen, ob dies in 90 %, 50 %, 10 % oder bloß 1 % der »beobachteten« Fälle geschieht.

Unsere deskriptiven Forscher und selbst manche derzeitigen Anhänger der Entwickelungsmechanik glauben, ein »Gesetz« wäre falsch, wenn das durch dies Gesetz bezeichnete Geschehen nicht in mehr als 50 % der Fälle in einer *ganz* diesem Gesetz entsprechenden Weise »vorkommt«. *Wie oft diese Komponenten allein vorkommen,*

hat aber nicht die geringste Bedeutung für ihr Wirken auf einander; sie selber wirken immer in der gleichen, durch das Gesetz bezeichneten Weise auf einander; nur wird das Resultat geändert, wenn noch andere Komponenten mit betheiligt sind.

Die Gesetze der Physik bezeichnen meist Geschehen, welches in der freien Natur gar nicht genau in der durch das Gesetz bezeichneten Weise vorkommt. Diese Gesetze wären also im Sinne unserer Morphologen »falsch«, obschon sie in »Wirklichkeit« richtig sind. Nie fällt in der freien Natur etwas streng nach dem »Fallgesetz«, nie beschrieb ein Geschoss eine »Parabel«, da der Luftwiderstand beides unmöglich macht, nie pflanzt sich im Bereiche der Erdsphäre das Licht eine größere Strecke weit in einer vollkommen geraden Bahn fort, da dies nur bei vollkommen gleich dichtem Medium möglich ist, ein solches aber auf der Erde in größerer Ausdehnung nicht vorkommt. Die mathematischen Gesetze der Hydraulik haben alle zur Voraussetzung eine reibungslose Flüssigkeit; da diese nicht existirt, sind darum alle diese Gesetze falsch?

Das sogen. biogenetische Grundgesetz Müller-Haeckel's, dass die Ontogenese eine rasch ablaufende Wiederholung der Phylogenese ist, hat zur Voraussetzung, dass die Ontogenese unter denselben »gestaltenden Verhältnissen« wie die Phylogenese stattfinde. Da dies nie der Fall ist, weicht das reale Geschehen von dem phylogenetischen Gestaltungsgeschehen ab; es wäre also auch dieses biologische Gesetz »falsch« im Sinne der genannten Forscher.

Diese Verhältnisse sind bereits in meiner Schrift über den Kampf der Theile erörtert worden (s. 1, Bd. II. pag. 211); das gänzliche Missverstehen der Bedeutung der von mir aufgestellten Gestaltungsgesetze seitens deskriptiver wie auch seitens der Entwickelungsmechanik obliegender Forscher veranlasst mich, die Darlegung hier zu wiederholen und etwas weiter auszuführen.

Naturgesetze sind also etwas ganz Anderes als Naturregeln. Letztere bezeichnen »Majoritäten« der Arten oder der Resultate des beobachteten Naturgeschehens. Naturgesetze sind ursächliche Ableitungen, sie bezeichnen die Wirkung zweier (oder mehrerer) Komponenten auf einander. Wie häufig diese zwei Komponenten in der Natur »vorkommen«, bezeichnet bloß den Umfang ihrer empirischen Anwendung oder Geltung; für ihr Wirken an sich ist dies aber unwesentlich; ebenso ist es unwesentlich, ob sie allein oder zugleich mit anderen Komponenten verbunden thätig sind; das beeinträchtigt Alles ihre Richtigkeit nicht.

Wohl aber ist es für uns wichtig, zu ermitteln, wie oft sie bei dem von uns untersuchten Geschehen »allein« zur Wirkung gelangen und unter welchen Verhältnissen dies der Fall ist. Aber selbst wenn sie nie allein zur Anwendung gelangen, so ist darum doch das ihre Wirkung bezeichnende Gesetz nicht falsch.

Eine Flaumfeder oder sonst ein specifisch leichter Gegenstand von großer Oberfläche fällt im Freien in einer Weise, dass Niemand das Fallgesetz daran entdecken oder das entdeckte Gesetz daran bestätigen könnte. Trotzdem nimmt kein Physik-Kundiger an, das Fallgesetz erleide hier eine Ausnahme, das Gesetz sei »aufgehoben«; sondern wir wissen, dass hier die Erde und die Feder in derselben Weise auf einander wirken, wie die Erde und eine Bleikugel; nur dass ersteren Falles die in der freien Natur vorhandene Luft als dritte bei dem Geschehen betheiligte Komponente in Folge der relativ großen Oberfläche der Feder im Verhältnis zu deren Gewicht so stark zur Geltung kommt, dass nicht bloß alles Quantitative der Fallgesetze, sondern sogar die Fallrichtung verwischt wird. Im luftleeren Cylinder dagegen, also in einem Falle, der in der freien Natur nie »vorkommt«, fallen Feder und Bleikugel in gleicher Weise. Dieser causal-analytische Versuch musste gemacht werden, um die nöthige Einsicht zu gewinnen, um das Fallen einer Feder in der Luft richtig und auf die einfachste Weise »beschreiben« zu können (s. o. pag. 45). Wenn wir dies Geschehen dagegen à la HERTWIG nur nach dem bloßen Schein, also das beobachtete wirkliche Fallen als solches beschreiben wollten, hätten wir unendlich viele verschiedene und überaus komplicirte Fälle, jeden einzelnen »möglichst einfach und vollständig zu beschreiben«; wir kämen aber nie zu der wirklich »einfachsten Beschreibung«, die auf der causalen Analyse des Geschehens in die Wirkung der gegenseitigen Anziehung und die Wirkung der ruhenden resp. bewegten Luft beruht. Diese das Wesen des Geschehens bezeichnende Beschreibung, die in einigen mathematischen Formeln ausgedrückt wird, umfasst dann alle möglichen Fälle und ist die »wirklich einfachste«; sie ist aber keine deskriptive, sondern eine causale Beschreibung.

Also die Naturgesetze sind causal-analytische Formulirungen; sie bezeichnen das an sich ausnahmslose Wirken von Komponenten, und zwar der bereits erkannten, und in ihrem Wirken mathematisch genau zu bestimmenden Komponenten des empirischen

Geschehens. Bei diesem Geschehen sind aber meist noch andere Komponenten betheiligt, die man noch nicht so genau formuliren kann. Daher spricht man von Annäherungen verschiedenen Grades an die Wirklichkeit, also an die empirische Wahrheit. Die mathematische Physik in ihrer praktischen Verwendung steht meist noch bei den Annäherungen ersten Grades, da sie bloß diejenigen Komponenten, welche die specifischen Charaktere des behandelten Geschehens bestimmen, in mathematische, also analytische Formeln zu bringen vermocht hat, unter vorläufiger Vernachlässigung der anderen Komponenten, welche kleine oder größere »Abweichungen« bewirken. So vernachlässigt sie, wie gesagt, bei der Hydrodynamik die Reibung und die Wärme.

Die angewandte Physik natürlich darf sich, da sie es mit der Erfassung des realen Geschehens zu thun hat, nicht mit der Ermittelung und mathematischen Formulirung dieser zumeist hauptsächlich das Geschehen bestimmenden Faktoren begnügen. Sie bestimmt daher empirisch, durch den Versuch, die Wirkungsgröße dieser anderen Komponenten und fügt sie als sogenannte Koefficienten in die mathematischen Formulirungen der Wirkungen der specifischen Komponenten des Geschehens ein. Auf diese Weise wird eine vorläufige Annäherung zweiten Grades an das wirkliche Geschehen erreicht. Wenn dieselbe auch noch keine genaue Einsicht in das Wirken dieser anderen Komponenten gewährt, so gewährt sie uns doch eine annähernde Beurtheilung der Wirkungsgröße derselben.

Die Forscher auf dem Gebiete des gestaltenden Geschehens im lebenden Organismus haben denselben Gang einzuschlagen, wenn auch schon die ersten mathematischen Formulirungen sehr weit hinauszuschieben sein werden. Auch wir müssen zunächst nach den Annäherungen ersten Grades streben; müssen also auf Grund causaler Analyse die Wirkungsweise der specifischen Komponenten, der Hauptkomponenten des Geschehens ermitteln. Dann können wir ermitteln, wie häufig dies Geschehen für sich allein vorkommt, wie häufig durch Mitwirkung anderer, weiterer Komponenten dieses Geschehen alterirt wird; danach mögen wir dann die »Regel«, die sogenannte »Norm« bestimmen, die aber für die »Richtigkeit« des Gesetzes der Wirkung der einzelnen Komponenten mit einander nicht die geringste Bedeutung hat. Wenn diese Wirkung nur ein einziges Mal, wenn auch gar nicht in einem freien Fall der Natur, sondern nur in einem künstlichen Versuch, sicher festgestellt ist, also auf die richtigen Komponenten bezogen

worden ist, dann ist sie richtig für immer, da alle Wirkungsweisen beständige sind, d. h. unter gleichen Verhältnissen immer in gleicher Weise stattfinden.

Da ich diese Verhältnisse als von dem Physikunterricht her genügend bekannt voraussetzte, habe ich sie in meinen früheren Schriften zwar wiederholt berührt, aber stets nur kurz angedeutet, um mich auf sie als nothwendige Glieder zu beziehen. Die Missdeutung meiner Gesetze hat aber gezeigt, dass diese Verhältnisse meinem Publikum doch nicht ganz so bekannt sind, als ich glaubte; daher schien mir diese breitere Darlegung hier angemessen.

Die vorstehend dargestellten Auffassungen sollen an einigen von mir formulirten, von Anderen angefochtenen Wirkungsgesetzen erläutert werden.

JULIUS WOLFF hat zuerst erkannt, dass die Knochen in abnormen statischen Verhältnissen (nach falsch geheilten Frakturen u. dgl.) eine neue, diesen Verhältnissen entsprechende statische sive funktionelle Struktur ausbilden.

Das ist von verschiedenen Pathologen und Klinikern, sowie von mir an vollkommen beweisendem Material bestätigt worden. Ich habe für diese »wunderbar zweckmäßige«, im Einzelnen außerordentlich verschiedene Strukturen ausbildende Leistung eine einfache Theorie aufgestellt, die wir oben schon berührt haben (siehe pag. 52 u. 57), und habe auch gesagt, dass diese Anpassungswirkung nicht bloß in abnormen Verhältnissen, sondern auch nach dem Aufhören der vererbten typischen Selbstdifferenzirung der Skelettheile hervorragend an der normalen inneren und äußeren Ausgestaltung, also an der Ausbildung der normalen »funktionellen Gestalt und Struktur« betheiligt ist. Die ganze Lehre von der funktionellen Gestalt und Struktur der Knochen wird nun neuerdings durch einen Autor, welcher sich seit mehreren Jahren mit Untersuchungen über die Knochen befasst hat, von B. SOLGER (30), als falsch bezeichnet; dies desshalb, weil beim Erwachsenen diese Struktur nicht in allen Theilen diesen statischen Gesetzen entspricht, und weil die funktionelle Gestalt, wie von mir schon bei der Formulirung des Gesetzes hervorgehoben wurde, an sehr vielen Stellen nicht vorhanden ist.

Die Abweichungen von der funktionellen Struktur sind von mir einerseits auf die fortwährend stattfindende Zerstörung alten und Bildung neuen Knochens, andererseits auf die etwas langsame Wirkung der Inaktivitätsatrophie als die ursächlichen Komponenten zurückgeführt worden; vielleicht sind auch noch andere, zur Zeit

unbekannte Komponenten daran betheiligt. Andererseits wurden die Abweichungen von der rein funktionellen Gestalt vieler Knochen auf den Druck anliegender Weichtheile wie Muskeln, Arterien etc. zurückgeführt.

Diese unzweifelhaften Abweichungen können aber nicht aufheben, dass an Millionen anderer Stellen sich die funktionelle Struktur und an vielen Stellen auch die funktionelle Gestalt bis in überaus feine Merkmale ausgebildet zeigt. In diesen Gestaltungen bekundet sich auf das Deutlichste die entsprechende gestaltende Reaktionsweise des Knochengewebes auf die Art seiner funktionellen Beeinflussung (s. 1, Bd. I. pag. 720, 810).

Wenn wir B. Solger's Schlussweise von den an der Knochengestaltung betheiligten Wirkungsweisen auf die Wirkungen beim Falle specifisch leichter Körper übertragen, würde sie also lauten: da ein Celluloidball oder eine Feder nicht den Fallgesetzen »entsprechend« fällt, ist das von den Physikern aufgestellte Fallgesetz falsch.

Demselben Missverstehen, wie im vorstehenden Falle ein Gesetz der funktionellen Anpassung, begegnen nun auch andere meiner Wirkungsgesetze, z. B. diejenigen über die Bestimmung der Hauptrichtungen des künftigen Embryo im Froschei. Dieses Missverstehen findet sich nicht nur bei deskriptiv denkenden Autoren, sondern auch bei Forschern, welche der Entwickelungsmechanik obliegen, so promiscue bei A. Rauber, O. Hertwig, O. Schultze, wohl auch bei H. Driesch[1]) u. A. Dies bekundet sich darin, dass sie diese Gesetze, jedenfalls in Folge falscher Auffassung ihres Werthes und ihrer Bedeutung, ganz verschweigen oder sie bei ihrer Erwähnung unrichtig beurtheilen.

In der Abhandlung über die halben Embryonen vom Jahre 1888 berichtete ich auf Grund meiner früheren Mittheilungen zusammenfassend (1, Bd. II. pag. 425) über folgende auf die genannten Bestimmungen bezügliche »Regeln« des normalen Geschehens:

»Nach meinen bisherigen Untersuchungen sind beim Froschei ‚normaler' Weise folgende Gestaltungen in ihrer ‚Lage' durch die beliebig wählbare ‚Lage' der Befruchtungsstelle bedingt:

1) Der Samenkörper nimmt eine typisch geknickte Bahn innerhalb der durch die Sameneintrittsstelle hindurchgehenden vertikalen Meridianebene: innerhalb der ‚Befruchtungsebene'.

[1]) Siehe Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. V. pag. 133.

2) Die Kopulation der beiden geschlechtlichen Kerne erfolgt innerhalb der Befruchtungsebene.

3) Auf derjenigen Seite des Eies, welche der ‚Befruchtungsseite' gegenüber liegt, hellt sich bei Rana fusca die dunkle Hemisphäre in Form eines, der weißen Hemisphäre anliegenden, halbmondförmigen grauen Saumes auf. Dieser Saum ist symmetrisch zu dem ‚Befruchtungsmeridian' orientirt. Beim grünen Frosch verschiebt sich gleichfalls, wenn vielleicht auch auf etwas andere Weise (durch innere Dotterumlagerung, welche eine Drehung des Eies bewirkt?), das Pigment derart, dass auf der gleichen Seite die helle Eirinde weiter heraufreicht.

4) Die erste Furchung erfolgt in der Ebene des Befruchtungsmeridians.

[4a. Die erste Furchung beginnt oben am Ei und zwar zumeist deutlich an der der Befruchtungsseite gegenüberliegenden Seite des Eies, um von da zunächst oben gegen die Befruchtungsseite fortzuschreiten.]

5) Die erste Anlage des Urmundes erfolgt im Befruchtungsmeridian, und zwar

6) auf der der Befruchtungsseite gegenüberliegenden Hälfte des Eies, also auf derjenigen Seite (siehe 3), wo die helle resp. aufgehellte Eirinde höher heraufreicht und zwar bei Rana fusca ungefähr an der oberen Grenze des nachträglich aufgehellten Saumes.

7) Die seitlichen Urmundslippen entwickeln sich symmetrisch zum Befruchtungsmeridian.

8) Die beiden Medullarwülste und der ganze spätere Embryo werden symmetrisch zum ‚Befruchtungsmeridian' angelegt, also die Ebene des Befruchtungsmeridians wird zur ‚Medianebene' des Thieres.

9) Die ‚Befruchtungsseite' des Eies wird zur caudalen Seite des Thieres.«

»Um Einblick in die dieser vielfachen Koincidenz zu Grunde liegenden Causalzusammenhänge zu gewinnen, habe ich mich, und zwar mehrfach mit Erfolg, bemüht, durch abnorme Bedingungen künstliche Trennungen dieser Koincidenzen hervorzubringen (s. pag. 325, 408); ich werde nicht unterlassen, anderweit darüber zu berichten.« (S. 1, Bd. II. pag. 962.)

Durch Schaffung abnormer Verhältnisse: durch Zwangslage oder durch Pressung der Eier in Röhren oder zwischen Platten habe ich solche Abweichungen von dem unter normalen Verhältnissen

stattfindenden Geschehen bezüglich *aller* dieser Regeln hervorgebracht und theils vorher schon, theils gleichzeitig in dieser selben Arbeit, theils später mitgetheilt.

Das Bedingende liegt also hier in dem Begriff »*normaler*« Weise oder unter »normalen« Verhältnissen. Dieser Begriff aber ist es, der von meinen Herren Gegnern, die denselben deskriptiv, nicht aber causal-analytisch nehmen, in einer von der meinigen abweichenden Weise aufgefasst wird.

Für sie ist »normal« das *Naturgeschehen*, wie es *ohne menschliches Zuthun* abläuft, oder wie es sich ihnen bei der auch von ihnen angewandten *künstlichen* Befruchtung darbietet, wenn sie dieselbe »ohne irgend welche besonderen Cautelen« ausführen[1]).

Was sie unter diesen Verhältnissen in der Mehrzahl der Fälle beobachten, ist ihnen die Regel, die Norm. Für uns dagegen ist, wie an den betreffenden Stellen angegeben wurde, die *normale* Bildungsweise hier diejenige, bei welcher die Eier sich nicht in Zwangslage befinden, sondern *baldigst* durch die Schwerkraft mit ihrer Eiachse

---

1) Wenn im Freien ein Eiballen groß ist, so befinden sich die *central gelagerten* Eier desselben in Folge zu langsamer Quellung der Gallerthüllen während der ersten Stunde nach der Ablage und länger, also gerade *während der Befruchtung*, *in Zwangslage*, somit nach meiner Auffassung in »*abnormen*« Verhältnissen. Dasselbe ist der Fall, wenn bei künstlicher Befruchtung die Eier in die Samenschale geworfen werden und in ihr *mehrere Lagen über einander* bilden, oder wenn sie eine einzige Lage bilden, aber *dicht gedrängt zusammenliegen*, wie es fast immer der Fall ist, wenn man nicht besondere Sorgfalt darauf verwendet, dies zu vermeiden. Ich nehme daher die Samenflüssigkeit bloß etwa 2 mm hoch, damit sich die Eier beim Einwerfen und sofortigen einmaligen Umrühren gleich zu einer *einfachen* Schicht ausbreiten, gieße nach 5—10 Minuten den Samen ab, ersetze ihn durch Wasser (Brunnen- oder Leitungswasser) so hoch, dass es einige Millimeter über den Eiern übersteht und löse nach weiteren 10 Minuten mit einem Spatel die Eier vom Boden des Gefäßes ab, damit sie sich beim Quellen nicht so drängen und sie auch von unten her quellen können. Bei Musterversuchen *ohne jede Zwangslage* werden die Eier *einzeln* mit der Lanzette dem Uterus entnommen und einzeln, mit der Eiachse *senkrecht*, also den hellen Pol ganz nach unten gewendet, aufgesetzt; es wird rings herum Samen mit dem Pinsel zugegeben und nach 5 Minuten Wasser bis zum Überstehen über die Eier zugegossen und die oben entstehende trichterförmige Einziehung der Wasseroberfläche mit der Pincette entfernt (s. 1, Bd. II. pag. 361). Das ist die für *zwanglos* aufgesetzte, nach meiner Meinung »in normaler Weise« behandelte Eier nöthige Technik. Vorausgesetzt ist natürlich weiterhin, dass die Eier selber *normal beschaffen* sind, also insbesondere, dass sie nicht durch Verzögerung der Laichung gelitten haben, da dabei die normale Anordnung der Dottersubstanzen gestört wird und die Bildungskräfte alterirt werden.

so eingestellt werden, wie es der inneren Anordnung ihrer ungleich specifisch schweren Dottertheile entspricht; so dass »keine Umordnungen des Dotters durch die Schwerkraft« veranlasst werden, wie solche stattfinden, wenn die Eier länger als die erste halbe Stunde in Zwangslage sich befinden. Bei dem unbefruchteten Eie von Rana fusca ist der Dotterbau in allen durch die Eiachse legbaren Meridianebenen der gleiche; oder, wenn er, wohl in Folge der Wirkung der Schwerkraft wegen der Zwangslage der Eier im Mutterleibe, davon abgewichen ist, so ist es, wie ich gezeigt habe, die erste Wirkung der Berührung des Samenkörpers auf das Ei, dass diese gleichmäßige Anordnung wieder hergestellt wird (1, Bd. II. pag. 289—295). Bei der normalen Entwickelung werden die symmetrischen Abweichungen der Dotteranordnung von diesem, zu Anfang der Befruchtung vorhandenen, in allen durch die Eiachse legbaren Meridianebenen gleichen Dotterbau allein durch den Samenkörper bedingt. Da nur für diesen Fall meine Gesetze über die Wirkung der Bahn des Samenkörpers sich verwirklichen, so ist es ein Beweis dafür, dass diese Wirkung von der Anordnung des Dotters abhängt, welche der Samenkörper hervorbringt; was ich denn auch betont und bei den speciellen Formulirungen zum Ausdruck gebracht habe.

Bei Zwangslage dagegen entstehen, wie ich gleichfalls mittheilte, alle die eben erwähnten Abweichungen[1]. Meine Gegner dagegen verschweigen, dass ich dies sogleich mitgetheilt habe; stellen die Sachlage vielmehr so dar, als hätten sie entdeckt, dass die Abweichungen häufig vorkommen, während ich selber sie auf 66 % gesteigert habe; sie machen ferner einen Theil der Versuche nach, ohne dafür zu sorgen, dass die Froscheier baldigst aus der nach der Besamung vorhandenen Zwangslage gebracht werden, und folgern dann aus den auf diese Weise erhaltenen Ergebnissen die Unrichtigkeit meiner thatsächlichen Angaben und der aus ihnen abgeleiteten Gesetze[2]. Sie urtheilen

[1] Dazu gehören auch die Abweichungen von dem von mir aufgestellten »normalen« Furchungsschema. Manche Autoren beschreiben neuerlich solche Abweichungen, aber ohne jede Berücksichtigung dieser sie bedingenden causalen Verhältnisse, und glauben, damit meine Norm als unrichtig bezeichnet zu haben.

[2] Den bezüglichen Opponenten vermag ich nur zu rathen, sie mögen die Versuche über die Wirkung der Befruchtungsstelle des Eies auf die Richtung der ersten Furche etc. genau nach meinen Vorschriften, also analytisch nachmachen; dann werden sie sich von der Richtigkeit meiner Angaben überzeugen. Ich kann von diesen Ergebnissen leider ihnen zu Liebe

also wieder in der obigen Weise: Weil die bewegte oder ruhende Luft Abweichungen der fallenden Feder von dem Fallgesetz bedingt, ist das Fallgesetz falsch!

Ein Anderes wäre es, wenn sie sagten: Wir bezweifeln nicht die Richtigkeit der Beobachtungen, aber wir halten die Versuchsanordnung nicht für eine normale, denn sie ist eine künstliche, die dem Naturgeschehen oft nicht entspricht. Dann dreht sich die Differenz nur um die Definition des »Normalen« im vorliegenden Falle. Dazu möchte ich bemerken: Ich habe auf zweierlei Weise: durch langsame Rotation und durch zwanglose Haltung der Eier, ermittelt, dass die Entwickelung des Froscheies möglich ist, dass sie wirklich stattfindet, auch wenn bei und nach der Befruchtung die Schwerkraft nicht ordnend auf den Dotter wirkt, also ohne dass sie Umordnungen der Dottersubstanzen gegen einander hervorbringt. Da die Entwickelung dieses Eies also ohne gestaltende Betheiligung solcher äußerer Einwirkung vor sich gehen kann, so ist sie in diesem Sinne Selbstdifferenzirung des Eies; dasselbe gilt in Bezug auf andere gestaltende äußere Einwirkungen, auch solche sind »nicht nöthig« (s. 1, Bd. II. pag. 276, 422).

Andererseits aber ist die Entwickelung des gleichen Eies auch möglich, wenn in Folge von Zwangslage der Eier (in schiefer Stellung der Eiachse bei Rana fusca, oder bei nicht der inneren Anordnung entsprechender schiefer Zwangslage des Eies von Rana esculenta) die Schwerkraft auf die Dottermasse umordnend wirkt; wobei sie die ordnende Wirkung der Bahn des Samenkörpers auf den Dotter abändert, bei genügender Schiefstellung überkompensirt und dann ihrerseits alle die genannten Gestaltungen bestimmt.

Bei meiner Verwendung des Begriffes »normal« wird der erstere Fall als der normale aufgefasst; und ich würde bei dieser Auffassung vielleicht sogar bleiben, wenn dieser Fall in der freien Natur gar nicht oder nur ganz vereinzelt, sondern wenn er nur im Experimente vorkäme, weil in der freien Natur die Verhältnisse derartig seien, dass z. B. die Gallerthülle immer »zu langsam« (s. o. pag. 163 Anm.) quellen würde.

Ich stütze mich bei dieser Auffassung erstens darauf, dass die Selbstdifferenzirung, die ein wesentliches Charakteristikum der

---

nichts herunterlassen; denn normal beschaffene Froscheier verhalten sich nun einmal in dieser Weise, wenn der so leicht stattfindenden umordnenden Wirkung der Schwerkraft auf den Dotter vorgebeugt wird.

Entwickelung des thierischen Eies darstellt, im zweiten Falle aufgehoben ist, indem wichtige gestaltende Bestimmungen von außen her getroffen werden, obschon dies nach Fall 1 gar nicht nöthig ist; denn unser Fall 1 zeigt, dass diese selben Bestimmungen durch intraovale und zwar bei jeder Entwickelung dieses Eies stattfindende Wirkungen, nämlich durch die Wirkungen des Samenkörpers auf den Dotter etc. getroffen werden können und (sofern nicht die abändernden äußeren Einwirkungen eintreten) auch wirklich getroffen werden.

Für unsere Auffassung spricht dann zweitens, dass bei dieser gestaltenden äußeren Einwirkung, wie erwähnt, die durch die Befruchtung bewirkte, also doch normale, ihrerseits weitere Gestaltungen bestimmende Dotteranordnung abgeändert wird und überkompensirt werden kann; ferner dass dabei außerdem (wie ich an Hunderten von Fällen konstatirt habe [1, Bd. II. pag. 327, 340, 927]) sehr oft auch der pigmentirte Rindendotter des Eies während der zweiten Furchung nachträglich symmetrisch zu der bei Zwangslage durch die Schwerkraft bestimmten Richtung der ersten (resp. zweiten) Furchungsebene umgeordnet wird. Dies stellt eine nachträgliche Umordnung der vorgebildeten normalen Dotteranordnung, eine Selbstregulation in Anpassung an die stattgehabte äußere Einwirkung dar, welche bei der Entwickelung ohne Zwangslage nicht vorkommt.

Aus den obigen Regeln habe ich folgende Gesetze abgeleitet (1. Bd. II. pag. 414):

»1) Die erste Theilungsrichtung des ‚Furchungskerns‘ wird ‚normaler‘ Weise ‚durch‘ die Kopulationsrichtung der Vorkerne, und zwar in der Weise bestimmt, dass sie mit ihr zusammenfällt. 2) Damit wird auch die erste Theilungsrichtung des ‚Dotters‘ durch die Kopulationsrichtung, und zwar in der Weise bestimmt, dass sie ihr parallel steht oder eventuell mit ihr zusammenfällt. 3) Die specielle Lage des Embryo im Ei wird normaler Weise ‚durch‘ die Befruchtungsrichtung des Eies bestimmt, und zwar wird diejenige Seite des Eies, durch welche der Samenkörper eingedrungen ist (die Befruchtungsseite), zur caudalen Seite des Embryo.«

Die durch das erste Gesetz bezeichnete Wirkung ist uns in ihren Ursachen noch unbekannt, wir haben bloß ihren Nutzen diskutirt (1, Bd. II. pag. 413, § 6). Die Ursache der zweiten Bestimmung kann darauf beruhen, dass durch die Befruchtung allein keine so starke

Abweichung von der Rotationsanordnung des Dotters entsteht, dass sie (wie dies bei Zwangslage geschieht) drehend auf den Furchungskern wirkt (s. 1, Bd. II. pag. 415, § 15), sofern ausnahmsweise die Penetrationsbahn und Kopulationsbahn nicht in dieselbe Meridianebene fallen. (Genaueres siehe unten auf pag. 183.)

Die im dritten Gesetz ausgesprochene Wirkung dagegen habe ich von dieser, durch die Befruchtung bewirkten Dotteranordnung abgeleitet, da bei Zwangslage eine ähnliche Anordnung das bestimmend Wirkende ist (1, Bd. II. pag. 416, § 19).

Diese Gesetze sind also richtige Wirkungsgesetze, um diesen Ausdruck zur Unterscheidung von dem bei den Biologen üblichen unrichtigen Gebrauch des Wortes Gesetz für bloße Thatsachen, also statt des Wortes Regel, hier anzuwenden. Als solche gelten sie ausnahmslos, bestimmen sie ausnahmslos die genannten Gestaltungen, sofern sie erstens ihrerseits ganz richtig (das heißt die wirklichen Komponenten bezeichnend) formulirt sind (— was wir keineswegs behaupten, denn um dies zu beweisen, wären noch mancherlei bestätigende Experimente nöthig; wir behaupten bloß, dass unsere ihnen zu Grunde liegenden Beobachtungen, nicht aber die Deutungen, richtig sind; aber gerade diese Beobachtungen sind es, welche zur Zeit nicht für richtig gehalten werden, weil oft andere, fremde Komponenten alterirend einwirken —), und sofern zweitens keine andere, genügend umordnend auf den Dotter wirkende Kraft zur Wirkung gelangt.

Da ich auch diese fremden Wirkungen dargelegt hatte, so hätte die wahre Sachlage und die Bedeutung meiner Gesetze wohl auch schon ohne die obige Erörterung Jedem einleuchten können. Auf Grund dieser letzteren aber gebe ich mich der Hoffnung hin, dass nun bald die Zeit kommen wird, in der auch für diesen Theil meiner Arbeiten das richtige Verständnis sich bilden wird.

## IIg. Nächste Aufgaben und Aussichten der entwickelungsmechanischen Forschung.

Unsere schwierigste Aufgabe wird die Erforschung der rein intracellulären Wirkungen sein, dies wegen der Kleinheit ihrer Wirkungsbezirke. Doch sind gerade durch die Experimente der letzten Jahre schon fundamentale gestaltende Wirkungen zwischen Leib und Kern der ersten Furchungszellen ermittelt worden, indem sich z. B. e ab, dass von der Gestalt des Leibes dieser Zelle, genauer von der Anordnung seiner Hauptbestandtheile, die Bildung eines halben

oder mehr als halben oder ganzen Embryo ausgelöst wird. Fortgesetzte, wohlüberlegte Versuche an den vielgestaltigen Protisten versprechen uns viele neue und specielle Erkenntnis über gestaltende Wechselwirkungen zu der bereits errungenen Vorkenntnis, dass ohne den Zellkern keine typisch gestaltende Regeneration stattfindet. Auch sind wir, Dank der Experimente T. H. MORGAN's, TH. BOVERI's u. A. schon auf dem Wege zum Verständnis der Bildung der Centrosomen.

Universelle Aufgaben bietet die Erforschung der drei organischen gestaltenden Grundfunktionen: der Assimilation, Selbstbewegung und Selbsttheilung. Bezüglich ersterer kann es jetzt wohl fraglich erscheinen, ob wir je diesen elementarsten Lebensvorgang, also die durch die Assimilation dargestellte komplexe Komponente werden zerlegen können. Aber wer vermöchte andererseits dies jetzt schon als definitiv unmöglich zu bezeichnen?

Dagegen kommen wir schon manchen Ursachen der Größe der »Assimilation« und damit Ursachen des »Wachsthums«, ferner manchen Ursachen der Zeit (Dauer) des Wachsthums und der Wachsthumsrichtungen, ebenso der Wirkungsweisen der anscheinenden Selbstbewegung der Zellen, sowie denen der Selbsttheilung allmählich etwas näher.

Was es alles für qualitative und formal differenzirende, sowie ordnende Wechselwirkungen der Zellen auf einander, also für intercellulare Wirkungen, giebt, vermögen wir vorläufig noch gar nicht abzuschätzen; auf ihnen beruht größtentheils die Gestaltung des vielzelligen Organismus, sowie insbesondere auch die Einheitlichkeit desselben. Diese Wirkungen aber werden wir in mehr oder weniger hohem Grade experimentell ermitteln können; dies gilt vielleicht auch zum Theil von den weiteren Wirkungsweisen, auf denen sie zunächst beruhen. Von diesen gestaltenden Wirkungen suchen wir, so weit der Gang der Untersuchungen systematisch geregelt werden kann, zuerst die Ursachen der Zeit, der Größe, der Richtung, zuletzt der Qualität zu ermitteln.

Wer könnte jetzt, am Anfange der methodischen Anwendung des »analytischen« causal-morphologischen Experiments schon sagen, wie viel und welche Experimente uns gelingen, welche nicht gelingen werden, — von welcher Art die ersteren und ihre Ergebnisse sein werden, — wo die definitive Grenze der erfolgreichen Anwendung liegen wird? Denn für die beschränkte Aufgabe, die wir gestellt haben, für die Zurückführung der Gestaltungsvorgänge des Lebens auf die bereits ermittelten physikalisch-

chemischen Wirkungsweisen, liegt, wie wir oben sahen, die Schranke nicht in den Grenzen unseres Erkenntnisvermögens überhaupt, sondern sie hat nur praktische Gründe. Von diesen können wir nie im Voraus wissen, ob sie durch neue Entdeckungen nicht in vorher ungeahnter Weise verändert werden, so dass die Forschungsgrenze viel weiter hinausgeschoben wird.

Es wird wohl Niemand, der sonst zu exakter causaler Forschung neigt, sich von solcher Thätigkeit durch einen Autor abhalten lassen, dem exaktes causales Denken etwas Unverständliches ist, nach dessen Meinung die Physik und Chemie überhaupt keine gestaltenden Kräfte, also keine gestaltenden Wirkungsweisen kennen, denen solche Kräfte supponirt werden könnten, dem das analytische Experiment ein Begriff ohne Inhalt ist, und für den es überhaupt hinter dem sichtbaren Geschehen nichts Erforschenswerthes und Erforschbares giebt.

Arbeiten wir unbeeinflusst durch Einwendungen von so wenig kompetenter Seite stetig und energisch auf unsere Weise weiter, aber in steter Fühlung und Symbiose mit den Ergebnissen der anderen biologischen Disciplinen; alsdann dürfen wir sicher sein, allerhand theoretische Bedenken durch thatsächliche Feststellungen widerlegen zu können.

Das streng durchgeführte causal-analytische morphologische Experiment sei, wie gesagt, der Zauberstab, der mit steigender Geschicklichkeit der Anwendung allmählich das kaum zu Wagende, vielleicht manchmal sogar das unmöglich Scheinende und das jetzt nicht Geahnte durch Generationen lange Forschungen möglich machen wird.

Auf dem Gebiete der deskriptiven entwickelungsgeschichtlichen Forschung wird nun schon fast drei Generationen lang ein und dieselbe große Hauptfrage als wichtigste bearbeitet: die Frage nach der formalen Bildungsweise des mittleren Keimblattes, ohne dass darüber bereits vollkommene Einigung und Sicherheit erzielt worden wäre; solche Unsicherheit besteht hier noch, obschon die Aufgabe im Verhältnis zu den uns vorliegenden Problemen relativ einfach ist. Lassen wir uns diese Konsequenz und Ausdauer der auf ein und dieselbe Frage gerichteten Arbeit ein Vorbild sein. An Mannigfaltigkeit der Arbeit wird es uns selbst bei Behandlung ein und derselben causalen Frage nicht fehlen, da jede causale Frage, wie wir gesehen haben, mit den verschiedensten Methoden bearbeitet werden muss.

Haben wir nur den Muth, trotz des Bewusstseins, dass wir auch bei Aufbietung aller Vorsicht zeitweilig irren werden, kräftig vorwärts

zu streben. Dann werden wir, indem wir gegenseitig einander rektificiren, und indem jede kommende Generation die Ergebnisse der früheren neu prüft, verbessert und vermehrt, auch stetig, wenn auch wohl oft auf Umwegen, uns unserem Ziele nähern.

Unser Ziel ist wie das Ziel jeder Forschung, d. h. das Ziel der Ermittelung von Unbekanntem, noch unklar: wir wissen auch nicht, ob wir es erschöpfend formulirt haben; doch je näher wir ihm kommen, um so deutlicher wird es uns in seiner wahren Gestalt und Eigenart erscheinen.

Auf diese Weise wird die Entwickelungsmechanik, wie wir früher sagten, allmählich »der Haupttrieb am Baume der biologischen Wissenschaften werden, welcher gegenwärtig noch nicht geahnte neue Seitenzweige treibt, deren Blätter die anderen Äste in ihren Schatten nehmen und von ihnen Nahrung empfangend ihrerseits wieder Nahrungsstoff zur Bildung neuer Knospen für sie bilden werden«.

Die vorige Generation hat durch die Vergleichung und die Descendenztheorie Außerordentliches geleistet. Wir haben dies mit Bewunderung hingenommen. Doch als die Grenzen der qualitativen Leistungen dieser Forschungen erkennbar wurden, sahen wir, dass noch viel Gebiet des Forschens hinter dem bereits bearbeiteten liegt; und auf dieses richteten wir unser Streben. Wir erkannten zugleich, dass dieses Gebiet nicht allein durch weitere Verfolgung der vergleichenden Forschung zu bearbeiten ist, sondern dass es einen besonderen, sicherer und rascher auf ihm vorwärts führenden Weg giebt: den des causal-analytischen Experiments. Wir nahmen das Gebiet daher mit Hilfe dieser Methode in Angriff[1]).

[1]) Obgleich mit dieser Art der Forschung eben erst ernstlich angefangen worden und daher noch sehr wenig im Verhältnis zur Größe des Gebietes von demselben erforscht ist; obgleich wir daher auch die Grenzen des mit den Hilfsmitteln aller biologischen Disciplinen zusammen Erforschbaren noch nicht erkennen können, ergehen sich gleichwohl bereits einige Genossen unseres Strebens darüber in Klagen, dass voraussichtlich nicht Alles werde erforscht werden können. Wir halten es für besser, wenn sie ihre ganze Kraft der erfolgreichen Arbeit des empirischen Forschens auf dem Gebiete zuwenden würden.

Diese Autoren verhalten sich wie Kolonisten eines neu entdeckten fruchtbaren und an Schätzen reichen Landes, die, statt die Schätze desselben zu erforschen, sich dienstbar zu machen und den fruchtbaren Boden zu bepflanzen, in dem steilen Grenzgebirge des Gebietes herumklettern und darüber klagen wollten, dass hier die weitere Aussicht versperrt scheint.

Wir haben für Jahrhunderte reiche Erfolge versprechende Erkenntnisarbeit vor uns. Wenn diese annähernd erledigt ist, dann wird es an der Zeit sein, ernstlich zu überlegen: Wie kommen wir weiter?

### III. Der Name Entwickelungsmechanik.

Auch der Name Entwickelungsmechanik ist und zwar von verschiedenen Seiten bemängelt worden. Einmal indem man sagte, die Entwickelungsmechanik sei bloß ein Theil der Entwickelungsgeschichte; zweitens: sie sei die Entwickelungsphysiologie; drittens, der Name Mechanik habe hier eine unzulässige Anwendung gefunden. Wir wollen daher die Gründe für die von uns getroffene Wahl in vollständigerer Weise, als es bisher geschehen ist, darlegen.

Das Wort *Entwickelungsgeschichte* bezeichnet seinem *vollen* Inhalte nach die ganze, also die vollständige Lehre vom Entwickelungsgeschehen, somit auch die causalen Verhältnisse dieses Geschehens. Doch hat, wie schon oben erwähnt wurde, die wirkliche Bearbeitung der thierischen Entwickelungsgeschichte dieser Wortbedeutung bisher nicht entsprochen. Denn die Entwickelungsgeschichte war nicht mit Rücksicht auf die *Vollständigkeit* der Ermittelung des Entwickelungs*geschehens*, sondern bloß in engerem Rahmen gepflegt worden; sie erstrebte nur Vollständigkeit der Ermittelung des *sichtbaren* Theiles dieses Geschehens, nämlich der äußeren und inneren *Form-* resp. *Strukturwandlungen* und zog nur die aus diesen Beobachtungen ableitbaren, wenigen und in Bezug auf das Specielle überaus unbestimmten und unsicheren *ursächlichen* Folgerungen.

In den vorstehenden beiden Abschnitten haben wir ersehen, dass die neu hinzugekommene, mit dem Namen Entwickelungsmechanik belegte, causale Forschungsrichtung der Zoobiologie ein von diesen früher üblichen Forschungsrichtungen verschiedenes Ziel und entsprechend verschiedene, besondere Aufgaben verfolgt, und dass sie außer der Benutzung aller anderen, causale Erkenntnis gewährenden biologischen Forschungsweisen und -Wege auch noch ein eigenes Hilfsmittel in die zoobiologische Forschung als Hauptmethode eingeführt hat: das *causal-analytische* morphologische Experiment; dass diese Art des Experiments die specifische Methode der direkten, exakten causalen Forschung ist, wenn schon die Entwickelungsmechanik sich daneben auch aller anderen Arten von Experimenten bedient.

Da unsere Forschungsrichtung besondere Aufgaben verfolgt und

auch eine besondere Methode verwendet, so hat sie auch die Berechtigung, sich einen besonderen Namen beizulegen. Schon viel weniger verschiedene, weniger vom vorher Gepflegten abweichende Forschungsrichtungen haben sich besondere Namen beigelegt, um sich von dem Herkömmlichen auch äußerlich zu unterscheiden, um auf diese Weise leichter kenntlich zu sein und leichter anerkannt zu werden. Die Entwickelungsmechanik wird sich daher als eine Abtheilung der Entwickelungsgeschichte in dem durch sie selber erweiterten vervollständigten Sinne der letzteren darstellen, als ein Theil aber, welcher nach unserer Meinung allmählich der Haupttheil der ganzen Disciplin werden wird.

Der Einwand, dass die Entwickelungsmechanik bloß ein Theil der Physiologie sei, würde kein Hindernis sein, diesen Theil besonders zu benennen.

Wir haben aber oben gesehen, dass die Physiologie in ihrer früher dem Worte (NB. ohne jede etymologische Berechtigung) untergelegten Bedeutung, zwar die *ganze* Lehre vom Lebensgeschehen umfassen soll, dass aber in Bezug auf die zoobiologische Forschung die Sachlage historisch eine andere geworden ist, indem die Physiologen seit Langem sich lediglich um die *Erhaltungsfunktionen* des Gebildeten bemüht haben, nicht aber um die *Funktionen des Bildens*, des *Gestaltens* selber. Diese letzteren Funktionen haben sie, von wenigen Autoren abgesehen, als etwas *Morphologisches* gänzlich vernachlässigt; und ihre Erforschung den Morphologen (Anatomen und Zoologen) überlassen; letztere haben das Gebiet seit lange eifrig bearbeitet. Daher theilen auch anatomische Lehrbücher die Biologie in Morphologie und Physiologie, und erstere wieder in Anatomie und Entwickelungsgeschichte ein.

Dieser beschränkteren Bedeutung des Wortes Physiologie als der Lehre bloß von den *Erhaltungsfunktionen* des Gebildeten entsprechend ist auch bereits eine »*Physiologie der Entwickelung*« angebahnt und dann in W. Preyer's (21) Buch über die »Specielle Physiologie des Embryo« zusammenhängend bearbeitet worden. In diesem Buche wird der »*morphologischen Entwickelungsgeschichte*« die »*physiologische Entwickelungsgeschichte*« gegenübergestellt; und letztere wird als eine von der ersteren gesonderte Disciplin behandelt. Es handelt sich auch in dieser »physiologischen Entwickelungsgeschichte« nicht um die Physiologie des *gestaltlichen Entwickelns*, sondern bloß um die Lehre von der successiven Entwickelung der *Erhaltungsfunktionen*. Der Name

»Entwickelungsphysiologie« würde also, wenn auf die »ursächliche Gestaltungslehre« der Organismen angewandt, fortwährend zu Verwechselungen mit dieser eingeengten »physiologischen Entwickelungsgeschichte« geführt haben.

Aber noch ein anderer, wenn auch mehr praktischer als wissenschaftlicher, so doch gleichfalls für das Gedeihen unserer Disciplin wichtiger Grund ließ mir die Annahme der Bezeichnung Entwickelungsphysiologie für dieselbe als nicht günstig erscheinen.

Mit der Gründung ordentlicher Professuren für Physiologie in der medicinischen Fakultät, unter Abzweigung dieser Disciplin von der Anatomie, war die erwähnte Beschränkung des Forschungsgebietes der ersteren auf die »Erhaltungsfunktionen« eingetreten; seitdem ist die Physiologie in dieser Fakultät ein besonderer Berufszweig mit einem vollkommen auf die Thätigkeit innerhalb dieses begrenzten Gebietes eingeschränktem Avancement der Aspiranten geworden.

Ein »Entwickelungsphysiologe«, der hauptsächlich in unserem »morphologischen« Sinne geforscht hat, würde bei der jetzigen Generation nicht auf einen Lehrstuhl der »Physiologie« berufen werden. Andererseits würde dieser Name wohl schon genügen, dem betreffenden Forscher bei derselben Generation auch die Lehrstühle der Anatomie zu verschließen; denn es würde gegen ihn der Einwand erhoben werden: »der Mann ist ja Physiolog, wir brauchen einen Anatomen«. Es ist zu bezweifeln, ob es möglich sein würde, den in der früheren Auffassung aufgewachsenen Vertretern der seiner Thätigkeit ferner stehenden, praktischen medicinischen Lehrfächer genügend darzulegen, dass die von diesem Autor gepflegte »Entwickelungsphysiologie« trotz ihres Namens eine morphologische, also eine vielmehr an die Arbeits-, Denk- und Unterrichtsweise der Anatomie als der derzeitigen Physiologie sich anschließende Disciplin ist.

Wenn aber ein neues Gebiet, so lange, bis es allgemein anerkannt ist, seinen Bearbeitern keine Stellung zu bieten vermag, finden sich naturgemäß auch nur sehr wenige Pfleger für dasselbe; und die Übergangszeit, bis diese Arbeit anerkannt und lohnend wird, dehnt sich außerordentlich in die Länge.

Aus diesen Gründen wurde die Annahme der von mir zunächst erwogenen (und jüngst von H. Driesch empfohlenen) Bezeichnung »Entwickelungsphysiologie« für das Gebiet der jetzigen Entwickelungsmechanik von mir bei Seite gelassen; dies geschah also in Folge historisch begründeter, zur Zeit bestehender Verhältnisse.

Auf dem Gebiete der pflanzlichen Forschung dagegen war und ist die Sachlage aus äußeren und inneren Gründen eine andere. Hier existirt eine Arbeitstheilung in Professuren für die Erhaltungsfunktionen und in solche für die morphologischen Leistungen der Pflanzen nicht; ebenso wenig war hier die allein deskriptive Behandlung der Entwickelungsgeschichte üblich; letzteres wohl in Folge des Umstandes, dass die Pflanzengestaltung viel mehr von den äußeren Umständen wie Schwere, Licht, Wärme, Feuchtigkeit abhängt, also nicht so sehr Selbstdifferenzirung ist wie die Entwickelung der thierischen Lebewesen. Dadurch war man von vorn herein mehr auf die Erforschung ursächlicher Verhältnisse hingewiesen, und hat in Folge dessen mit der Erforschung der normalen gestaltenden Wirkungen der »äußeren Umstände« die causale Forschung begonnen; und diese ist bereits ziemlich weit fortgeführt. Wir dagegen hatten von Anfang an unsere causalen Bestrebungen auf die Erforschung der inneren Ursachen der thierischen Ontogenese gerichtet, nachdem wir zunächst ermittelt hatten, dass zur typischen thierischen Entwickelung eines Wirbelthieres gestaltende äußere Einwirkungen »nicht nöthig« sind (s. 1, Bd. II. pag. 422).

Auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie, deren Vertreter bekanntlich auch die Pflanzenanatomie lehren, bestand also keine solche Veranlassung zu besonderer Einführung und Benennung einer direkten oder exakten causalen morphologischen Forschungsrichtung, wie auf den Gebieten der zoobiologischen Forschung: der menschlichen Anatomie und Physiologie sowie der Zoologie.

Für den neuen Theil dieses zoobiologischen Gebietes bedurfte es dagegen einer neuen Bezeichnung.

Zunächst wandte ich für unser Gebiet die Bezeichnung causale Morphologie an, um die bezüglichen Bestrebungen von der zur damaligen Zeit herrschenden »Morphologie« zu unterscheiden. Denn unter dem Worte Morphologie verstand man damals, nicht ohne willkürliche Beschränkung des universellen Wortbegriffes λόγος, ausschließlich die Erklärung der organischen Formen mit Hilfe der Vergleichung; da die vergleichende Anatomie dieses Wort, welches die gesammte Formenlehre umfasst, in diesem Sinne specialisirt hatte. Allerdings hat sie dabei den zu ihrer Zeit vorgefundenen historischen, rein deskriptiven Wortinhalt zugleich sehr wesentlich erweitert.

In der Bezeichnung »causale Morphologie« fehlte aber die

Bezeichnung der Entwickelung, welche doch den Haupttheil des Gestaltungsgeschehens ausmacht, gegen den die bloße Erhaltung des Entwickelten untergeordnet scheint. Zudem glaubte und glaube ich, dass Wirkungsweisen, welche die Entwickelung, wenigstens die letzte Periode derselben, bedingen, auch größtentheils die strukturelle Erhaltung des Entwickelten vermitteln. Es schien daher angemessen, diese, als das Wesentlichste, in dem Namen mit zum Ausdruck zu bringen.

Aus diesem Grunde wählte ich als Titel eines in der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur zu Breslau am 15. Februar 1884 erstatteten Berichtes über die später im ersten Beitrag zur Entwickelungsmechanik mitgetheilten Experimente die Überschrift: »Vorläufige Mittheilung über causal-ontogenetische Experimente«; und ich gedachte damals die beabsichtigte Reihe von Untersuchungen unter dem Titel: »Beiträge zur causalen Ontogenie« zu veröffentlichen, da ich voraussichtlich nicht über causale Phylogenie arbeiten würde.

Dieser, aus zwei Worten gebildete Name schien mir aber bei weiterer Überlegung keine rechte Aussicht auf allgemeine Verbreitung zu haben. In diesem Stadium besprach ich mich mit dem berühmten Physiologen Rudolf Heidenhain; und dieser schlug mir die Bezeichnung »Entwickelungsmechanik« vor.

Dieses Wort sprach mich sehr an. Ich fühlte zwar sogleich, dass dabei das Wort Mechanik in einem weiteren Sinne gebraucht werden müsse als in der Schulphysik. Die höhere theoretische Physik hatte ja den Begriff der Mechanik schon sehr erweitert. So sagt z. B. H. Hertz in der Einleitung zu seinem Buche über die Principien der Mechanik rückschauend (28): »Alle Physiker sind einstimmig darin, dass es die Aufgabe der Physik sei, die Erscheinungen der Natur auf die einfachen Gesetze der Mechanik zurückzuführen.«

Da aber die Entwickelungsmechanik, so weit sie exakte Wissenschaft ist oder sein kann, nur eine angewandte Wissenschaft, nämlich Anwendung der Mutterwissenschaften: Physik, Chemie und Mathematik auf die Gestaltungsvorgänge des Lebens ist, so haben wir uns dieser bekannten Auffassung aller Physiker von vorn herein angeschlossen.

Alles physikalische und chemische »Geschehen« ist »Änderung«, muss sich also auf »Bewegung« zurückführen lassen. Die Bewegungslehre oder die Mechanik umfasst im weitesten

Sinne genommen also »alles Geschehen«, auch das thermische, optische, elektrische sowie das chemische Geschehen, denn Alles beruht auf Bewegung von Ponderablem oder Imponderablem. Eine davon abweichende Auffassung müsste annehmen, dass es Geschehen geben könne, welches nicht in Bewegung besteht. Wir als empirische Forscher rechnen nicht mit dieser Annahme.

Die Entwickelung besteht in formalen (incl. strukturellen) und sogen. qualitativen chemischen Änderungen; diese fassen wir als Bewegungen auf, auch die chemischen Änderungen.

Entwickelungsmechanik bedeutet also die Lehre von den »Entwickelungsbewegungen«. Die Mechanik ist überwiegend unter Zugrundelegung von Ursachen betrieben worden; erst spät hat Ampère eine Zerlegung derselben in zwei Abtheilungen, in eine die Bewegungen bloß beschreibende (Kinematik) und in eine mit dem Ursachenbegriff arbeitende Abtheilung (Kinetik) eingeführt.

Der universellen Auffassung der Mechanik entsprechend bestrebte sich H. Hertz (28, pag. XXIV) eine derartige Zusammenstellung der Gesetze der Mechanik zu geben, dass es »keine natürliche Bewegung geben soll, welche ihren Forderungen nicht gehorcht«; wie sie andererseits »auch keine Bewegung zulassen soll, deren Vorkommen in der Natur schon nach dem Stande unserer heutigen Erfahrung ausgeschlossen ist«.

Diese »universelle Mechanik« der Physiker entspricht zugleich der gleichfalls von mir herangezogenen, von den Philosophen begründeten »mechanischen Naturansicht« im allgemeinsten Sinne des Wortes.

Das Princip dieses Mechanismus besteht nach Herm. Lotze (31, pag. 69) in Folgendem: »Alles Geschehen in der Natur beruht auf realen Elementen, welche, wenn sie auch nicht Eines Stoffes sind, sich doch als Modifikationen eines einzigen, d. h. als vergleichbare Massen ansehen lassen. Welches auch die inneren Zustände sein mögen, in welche diese Elemente durch ihre Wechselwirkung gerathen, immer sind die bewegenden Kräfte, in welchen dieselben sich äußern, unter einander vergleichbar und die Änderungen derselben an bestimmte mathematische Bedingungen (der Lage, Entfernung etc.) geknüpft.« »In jedem Augenblick also, in welchem zwei Wesen *a* und *b* in irgend einer Beziehung *C* sich befinden, liegt in diesem Umstand der vollständige Grund zu einer und nur zu einer Folge *x*; und überall, wenn entweder *a* oder *b* oder *C* oder alle zusammen sich ändern, lässt sich nach einem

konstanten Gesetz die damit nothwendig verknüpfte Änderung der Folge $x$ in $\xi$ berechnen. Das heißt mit anderen Worten: jeder augenblickliche Zustand eines Wesens, in Verbindung mit einer bestimmten Summe äußerer Umstände, kann immer nur Eine bestimmte Wirkung hervorbringen, und umgekehrt: jede entstehende Wirkung ist das, was aus jenen gegebenen Bedingungen mit Nothwendigkeit fließt.«

Es wird wohl kaum Jemand in Abrede stellen, dass diese Auffassung auch in vollem Sinne für das Geschehen auf dem von uns mit dem Namen Entwickelungsmechanik bezeichneten Gebiete der »causalen Entwickelungslehre« gilt[1]).

H. Driesch erhebt jedoch den Einwand (dies Archiv. Bd. V. pag. 133), dass bei dieser allgemeinen Deutung des Wortes Entwickelungsmechanik, das Wort zu inhaltsleer sei, »denn der ‚Causalität unterstehendes Geschehen' würden die Lebensphänomene auch dann sein, wenn es sich als nöthig erweisen sollte, an Stelle einer ‚Maschinentheorie des Lebens' eine Theorie des Vitalismus zu begründen«.

In diesem Einwurf sehe ich im Gegentheil eine Anerkennung meiner Absicht; denn diese ging dahin, das Gebiet von vorn herein möglichst weit: alles Causale umfassend, abzustecken, wenn ich auch die nächsten Aufgaben ziemlich eng umgrenzt habe.

Aus diesen Gründen halten wir die Bezeichnung »Entwickelungsmechanik« für das von uns abgegrenzte Gebiet für angemessen und bezeichnend. Aber selbst wenn die Bezeichnung weniger passend wäre, so würde dies an sich noch kein Grund sein, sie desshalb nachträglich abzuändern, sofern nicht eine Bezeichnung vorgeschlagen wird, die so gut ist, dass sie nach ihrem Auftauchen ganz von selber sich ausbreitet; denn anderen Falls führt jede nachträgliche Namensänderung Verwirrung herbei.

Die von Driesch angewendeten Bezeichnungen: Entwickelungsanalyse und Variationsanalyse scheinen mir brauchbare Unterbezeichnungen zu sein; ich glaube aber nicht, dass sie sich eignen, die

[1]) Der Vollständigkeit halber sei noch bemerkt, was aber wohl jedem unbefangenen Leser bereits genügend klar geworden ist, dass wir bei den Ausdrücken »causales Denken« resp. »causale Forschung« nicht jene principielle erkenntnistheoretische Feststellung im Auge haben, nach welcher die »Causalität« eines der integrirenden Elemente allen Denkens darstellt, sondern ein Denken (resp. Forschen), welches speciell und in jedem Falle auf die Ursache der beobachteten Thatsachen, auf ihr Auf- und Auseinander, auf ihren »Causalnexus« gerichtet ist also die cogitatio causarum.

Bezeichnung ontogenetische und phylogenetische Entwickelungsmechanik zu ersetzen.

Es ist überhaupt viel wichtiger, dass für ein bestimmtes Gebiet ein Name gegeben und bestimmt definirt ist, als wie er selber lautet. Daher sei daran erinnert, dass sehr viele Namen in der Wissenschaft in einem Sinne gebraucht werden, der dem etymologischen Wortinhalt nicht entspricht.

Um einige Beispiele anzuführen, so erinnern wir zunächst an das Wort Entwickelung. Dieser Name passt streng genommen nur für das letzte Stadium der Blüthen- und Blattbildung, also für die Entfaltung. Gleichwohl wird er auf die Bildung aller Lebewesen im Einzelnen und des ganzen Reiches derselben sowie auf vieles geistige Geschehen widerspruchslos angewendet. Wer protestirt gegen: die Entwickelung des Geistes, der Volkswirthschaft, der Krystalle (obschon letzteren Falles nur immer gleiche Aneinanderlegung einander gleicher Theile stattfindet?)

Unter Naturrecht versteht der Jurist ungefähr das Gegentheil von dem, was sich der Laie darunter denkt. Unter Naturgesetz versteht man etwas, das nie »festgesetzt« worden ist, sondern was in jedem Falle von selber mit Nothwendigkeit aus den Eigenschaften der betheiligten Faktoren sive Komponenten sich ergiebt; dies ist der Grund für meinen Vorschlag, so weit es einfacher wirkt, dafür die Bezeichnung beständige Wirkungsweise zu gebrauchen (s. 1, Bd. I. pag. 803 und 2, pag. 2).

Das Wort Ursache ist gleichfalls eine unzutreffende Bezeichnung; denn wir verstehen darunter nicht ein Ding, eine Sache, sondern stets ein Geschehen, ein Wirken; darauf beruht die Formulirung des qualitativen Theiles unserer causalen Aufgabe als die Ermittelung der gestaltenden Wirkungsweisen. Statt Ursache wäre also besser zu sagen: Urvorgang, Urgeschehen.

Unter Angiologie (von ἀγγεῖον, Gefäß, Behältnis) versteht man bloß die Lehre von den Blut- und Lymphgefäßen, nicht aber von den Harn- und Gallengefäßen. Die Venen heißen noch »Blutadern« und die Schlagadern werden immer noch Arterien (Luftröhren, von ἀήρ, die Luft) benannt, obgleich beide Blut führen.

Chirurgie (von χείρ, und ἔργειν, thun) bedeutet das Handwerk, das Werk der Hände, also nicht bloß das Handwerk in der Heilkunde; und in dieser wird es wieder nicht für alles Thun mit der Hand, z. B. nicht für die Palpation gebraucht.

Chemie (von χημεία) ist ursprünglich die Lehre von den

Säften; das Specifische des jetzigen Wortinhaltes ist erst nachträglich hineingelegt worden; denn Physik (von φύσις, die Natur; θεωρία φυσική, die Naturlehre) umfasst an sich auch diesen Theil mit.

Physiologie bedeutet an sich ganz dasselbe wie Physik; dass darunter bloß die Lehre von den Lebensvorgängen verstanden wird, ist in keiner Weise etymologisch begründet.

Und schließlich das uns speciell angehende Wort Mechanik (von μηχανή, das Werkzeug dies von μῆχος, das Mittel, Hilfsmitte bezeichnet an sich nicht die Bewegungslehre, sondern als μηχανική τέχνη die Kunst, Werkzeuge oder Maschinen zu erfinden und zusammenzusetzen und als μηχανική θεωρία die Lehre davon, also etwa unsere heutige theoretische Maschinenlehre.

Man sieht also, dass sehr häufig das Specifische, das wir jetzt mit einem wissenschaftlichen Terminus verbinden, gar nicht im Wortinhalte desselben enthalten war, sondern erst nachträglich durch den Gebrauch hineingelegt worden ist Zugleich erkennen wir wohl aus diesen Beispielen, dass die von uns angenommene Verwendung des Wortes Entwickelungmechanik sich, im Verhältnis zu vielen anderen Terminis, sogar recht leicht an das Vorgefundene anschließt, dass eigentlich nichts vollständig Neues dem vorgefundenen Inhalt zugefügt worden, sondern bloß eine bereits von den modernen Physikern gemachte Anwendung desselben auf ein Specialgebiet übertragen worden ist.

## IV. Über O. Hertwig's Kritik meiner speciellen entwickelungsmechanischen Untersuchungen.

In der zweiten, größeren Hälfte seiner Schrift, behandelt Hertwig, wie er sagt, als »Ergänzung« des ersten, allgemeinen Theiles, einige meiner Specialuntersuchungen unter dem Titel: Kritische Bemerkungen zu den entwickelungsmechanischen Naturgesetzen von Roux.

Wenn wir ebenso ausführlich sein wollten, wie Hertwig, so hätten wir jetzt die Geduld unserer Leser noch mit über 100 Seiten in Anspruch zu nehmen.

Da jedoch dieser zweite Theil bloß Specialarbeiten von mir, also nur specielle Ausführungen kleiner Theile unseres Programms betrifft, so hat er weniger allgemeine Bedeutung; wir werden uns schon aus diesem Grunde hier kürzer fassen können. Auch werden wir, wenn eine irreführende Wirkung von Hertwig's Ausführungen dies

als nöthig erweisen sollte, das hier Unterlassene jeder Zeit nachholen können.

Da wir aber bereits aus den vorstehenden Darlegungen sowohl die wenig vertrauenswürdige Methode seiner Polemik, wie sein nicht ausreichendes Verständnis für causale Dinge kennen gelernt haben, so können wir uns auch aus diesem Grunde hier auf Weniges beschränken.

Dieser zweite Theil des HERTWIG'schen Buches besteht aus vier »Studien«, von denen eine bloß theoretische Definitionen von mir behandelt. Indem wir diesen Theil übergehen, begnügen wir uns, von jedem der drei anderen Theile die hauptsächlichsten Unrichtigkeiten nachzuweisen.

In der ersten Studie führt HERTWIG gegen meine Mosaiktheorie neben Wiederholung alter, längst widerlegter Einwendungen jetzt als neues Argument an, dass nach meiner eigenen Mittheilung die Mehrzahl der (im Jahre 1887) auf der Naturforscherversammlung in Wiesbaden demonstrirten noch nicht mikrotomirten Hemiembryonen so hart gewesen sei, dass die später angefertigten Schnitte großentheils nicht gut waren. Er folgert daraus pag. 126, dass mein Beobachtungsmaterial überhaupt so schlecht sei, dass es nichts beweise, und unterlässt, dazu mitzutheilen, dass ich dem Anatomenkongress zu Wien (1892) wie der pathologischen Sektion der Naturforscherversammlung zu Wien (1892) tadellose Schnitte von Hemiembryonen demonstrirt habe, sowie dass auch BARFURTH, H. ENDRES und T. H. MORGAN solche Embryonen aus Amphibieneiern erhalten haben[1]. Für HERTWIG existiren diese Hemiembryonen, deren Schnitte nun schon weit über zweihundert Fachmänner gesehen haben, noch immer nicht, da sie seine Theorie umstoßen würden.

---

[1] Wenn schon meine Präparate nach HERTWIG's Meinung, der sie allerdings nicht gesehen hat, so mangelhaft sein sollen, obwohl sie bereitwilligst drei Kongressen von Fachmännern, einigen naturwissenschaftlichen Vereinen und Ärzteversammlungen (zu Innsbruck und Halle), sowie zahlreichen persönlichen Gästen von mir demonstrirt worden sind, so liegt wohl die Frage nahe: wie mögen O. HERTWIG's Präparate sein, der keinem Kongress von Fachmännern Präparate über die wichtigeren seiner Arbeiten demonstrirt hat, nachdem auf der Naturforscherversammlung zu Freiburg Niemand aus seinen Präparaten den Beweis für seine auf Grund der exakten Beobachtungen von HATSCHEK (übrigens richtig) erschlossene Abstammung des mittleren Keimblattes des Frosches zu entnehmen vermocht hatte? Hat z. B. Jemand die seine Darlegungen beweisenden Ascaris-Präparate gesehen?

Dass eine rund gewordene, also ihrer Halbeigestalt beraubte, isolirte erste Furchungszelle von vorn herein einen ganzen Embryo bilden kann, glaubt HERTWIG als mir neu mittheilen und gegen mich verwenden zu können, während ich diese Ansicht selber vertreten habe (s. 1, Bd. II. pag. 932—938; 34, pag. 148; 35, pag. 597).

Dann schlägt der Autor plötzlich die Volte und giebt pag. 128 zu, dass er selber bei seinen Versuchen Hemiembryones laterales, »allerdings nur in geringer Anzahl«, erhalten habe. Ich konnte ihm nach seiner früheren Mittheilung nur einen solchen Hemiembryo oktroyiren.

Diese Hemiembryonen werden dann von ihm auf die einfachste Weise, wie er glaubt, für die Mosaiktheorie beseitigt, indem er meint, es seien Asyntaxien, also Embryonen mit offenbleibendem Urmund und entsprechender Nichtvereinigung der Medullaranlage (von der aber hier eben die eine Hälfte ganz fehlt! Ref.). Er deutet sie folgendermaßen: ein außerordentlich weiter Urmund, der sich in Folge einer lokalisirten Schädlichkeit nicht hat schließen können und daher (!) einen Hemiembryo lateralis bilden musste. Letztere Stelle lautet wörtlich: »so muss[1]) ein Hemiembryo lateralis zu Stande kommen, wenn der angelegte Theil des Urmundrings sich in Chorda und ‚halbe' Medullarplatte weiter zu differenziren beginnt«. Ja, wenn! Aber warum thut er das, was so ganz meinen Auffassungen entspricht und HERTWIG's Auffassungen widerspricht; und warum gerade ein Hemiembryo lateralis, nicht anterior oder posterior oder $^3/_8$ rechts und $^1/_8$ links? Zudem verfüge ich über Hemiembryones laterales, in denen die andere Eihälfte gar nicht in Zellen zerlegt ist, also nicht eine »lokalisirte Schädlichkeit« »hindernd« wirkte. Nach HERTWIG ist ja überhaupt das Ganze, die Zusammenwirkung aller Theile zur Differenzirung der einzelnen Theile nöthig; während nach meiner Auffassung die durch die Furchung abgegrenzten Hälften und Viertel des Eies selbständig sich entwickeln können, so wie es hier bei meinen und HERTWIG's Hemiembryonen auch geschehen ist.

Darauf bringt noch HERTWIG einige bereits von mir gemachte Schilderungen über Postgeneration als seine eigenen Beobachtungen.

Weiter verwendet HERTWIG die Ergebnisse an während der Furchung deformirten, gepressten Eiern gegen mich, indem er, wie früher, immer noch als selbstverständlich annimmt, dass die Entwickelungsvorgänge auch bei starker Deformation der Eier die

---

[1]) Vom Referenten im Druck hervorgehoben.

normalen seien; während ich annehme, dass dabei auch die Vorgänge der Furchung alterirt und Regulationsvorgänge ausgelöst werden. Diesen, von mir wiederholt dargelegten Kernpunkt unserer Differenz (s. 1, Bd. II. pag. 885, 887, 1014) verschweigt HERTWIG auch hier wieder konsequent. Bei dieser Regulation nehme ich keine für diese Fälle qualitativ neuen, sondern nur die auch für die »Regeneration durch Umdifferenzirung« nöthigen Wirkungsweisen an. Dadurch wird meine Annahme, welche für die Furchung allein betrachtet, komplicirter erscheint, als die meiner bezüglichen Gegner, doch wieder vereinfacht, da diese die Entstehung der Hemiembryonen nicht genügend ableiten können.

Für normale Fälle habe ich neben PFLÜGER und nach NEWPORT (HERTWIG nennt hier wie gewöhnlich an Stellen, wo er gegen von mir und Anderen ermittelte Thatsachen opponirt, bloß mich) die Koincidenz der ersten Furche und der Medianebene des Froschembryo erwiesen; zugleich habe ich gezeigt, dass mit jeder Stunde nach der Anlage des Urmundes die vorher beobachtete Koincidenz durch nachträgliche Drehung der Eier vermindert wird, so dass nach wenigen Stunden keine Spur der früheren Koincidenz mehr erkennbar ist. Daher nahm ich an, dass die in guten Versuchsreihen auch zur Zeit der Anlage des Urmunds noch bei 10% der Fälle vorhandenen Abweichungen in Größen von wenigen Graden auch schon durch solche, aber etwas früher stattgefundene Drehungen bedingt seien, und dass die in den 90% anderen Fällen sich bekundende Regel auch für diese Fälle gelte.

Die zweite »Studie« handelt über »Die Kopulationsbahn«. Sie beginnt mit dem als Motto vorausgesetzten Ausspruch von mir, dass die causalen Forscher ihre Arbeit nicht damit beginnen können, die nicht bewiesenen und nach meiner Meinung durch Beobachtung des normalen Geschehens nicht beweisbaren causalen Aussprüche deskriptiver Forscher auf ihre Richtigkeit zu prüfen, sondern, dass sie besser da anfangen, wo die eigene Analyse sie hinführt. HERTWIG zerreißt den Zusammenhang zweier Sätze von mir und setzt beide Male (pag. 132 und pag. 145) statt diese (das heißt die causalen) Aussprüche deskriptiver Forscher allgemein: »die Aussprüche deskriptiver Forscher«, was meiner Äußerung allerdings eine wesentlich andere, wenig begründete und stark verletzende Bedeutung giebt.

Über die Sache selber ist Folgendes zu sagen: Es war zur Zeit meiner Versuche bezüglich der Amphibieneier nichts darüber bekannt, ob eine unsichtbare Mikropyle vorhanden sei oder

nicht, ob also das Ei von einem im Voraus schon bestimmten Meridiane aus befruchtet wird oder nicht. Ich zeigte durch künstliche lokalisirte Befruchtung: erstens dass man das Froschei von jedem beliebigen Meridian aus befruchten kann; zweitens dass unter normalen Verhältnissen, das heißt, wenn das Ei nicht in schiefer Zwangslage seiner Eiachse sich befindet und auch selber normal beschaffen ist, die erste Theilungsebene durch diesen von uns bestimmten senkrechten Meridian geht, drittens dass der »Befruchtungsmeridian« zur Medianebene des Embryo wird, und viertens dass diejenige Hälfte des Eies, welche vom Samenkörper durchsetzt ist, zufolge dabei bewirkter Anordnung der verschiedenen Dotterbestandtheile zur »caudalen« Hälfte des Embryo wird. Das war doch immerhin wissenswerth? (s. o. pag. 162—166.)

Hierbei, also unter ganz normalen Verhältnissen, fallen der erste und zweite Theil der intraovalen Bahn des Samenkörpers: die Penetrationsbahn und die Kopulationsbahn in die senkrechte Meridianebene der Eintrittsstelle des Samenkörpers.

Unter nur wenig abnormen Verhältnissen, nämlich bei Zwangslage des Eies in geringer Schiefstellung der Eiachse, war dagegen die Bahn des Samenkörpers im Ei aus dieser Meridianebene etwas herausgebogen; die erste Theilung des Eies erfolgte nun in der Richtung der letzteren Bahnstrecke: der Kopulationsbahn. Diese letztere Strecke ist also ursächlich das Wesentlichere; und der erstere Fall, dass die erste Theilungsebene durch den senkrechten Meridian der Eintrittsstelle des Samenkörpers in den Eileib geht, ist somit bloß dadurch bedingt, dass unter normalen Verhältnissen (das heißt hier, wenn das Ei die der Anordnung seiner verschieden specifisch schweren Dottertheile entsprechende Einstellung seiner Eiachse gegen die Horizontale hat) die ganze Bahn des Samenkörpers in der durch die Eintrittsstelle bezeichneten senkrechten Meridianebene gelegen ist. Aus dieser Ebene kann die Bahn aber durch innere Strömungen im Dotter, wie sie bei erzwungener, dem ungleichen specifischen Gewichte der verschiedenen Theile nicht entsprechender Einstellung des Eies in Folge von Einwirkung der Schwerkraft entstehen, leicht abgelenkt werden. Dies hat wohl nichts Verwunderliches an sich.

Bei starker Zwangslage, das heißt bei Fixation des Eies in starker Schiefstellung der Eiachse, finden nun durch Wirkung der Schwerkraft auf die ungleich specifisch schweren Dottertheile stärkere innere Strömungen statt, welche die normale, um die Eiachse nach

allen Richtungen hin ziemlich gleiche, Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen des Froscheies (s. o. pag. 302), wie BORN gezeigt hat, in eine ausgesprochen bilateral-symmetrische Anordnung umändern. Hierbei wird die erste Theilungsrichtung des Eies überwiegend durch diese neue, differente, nicht mehr allseitig gleiche Anordnung bestimmt, indem die erste Furche zumeist, aber nicht immer, entweder ganz oder annähernd parallel oder rechtwinkelig zu dieser Symmetrieebene steht. Ich habe geschlossen, dass dabei die kopulirten Kerne gedreht werden, ähnlich, wie es nach L. AUERBACH, bei dem auch äußerlich schon länglichen Ei von Ascaris nigrovenosa geschieht. Auf das Genauere und auf die bei Abweichungen davon stattfindende nachträgliche Umordnung des Rindenpigmentes symmetrisch zur ersten (resp. zweiten) Furche kann hier nicht eingegangen werden (s. o. pag. 163—165).

HERTWIG verschweigt in seinem Bericht wieder alles zu einem richtigen Verständnis Wesentliche. Da ihm ferner, wie wir oben pag. 161—167) schon erfahren haben, der Unterschied von »Regeln« und »(Wirkungs-)Gesetzen« nicht bekannt ist, so bezeichnet er meine, diesen verschiedenen Wirkungen entsprechenden Formulirungen als »Verwandlungen« meiner Ansichten, obgleich sie alle in derselben Abhandlung von mir vertreten werden.

Das sind aber keine Wandlungen meiner Ansichten, sondern verschiedene feststehende Thatsachen, die beobachtet sind und von denen jede stets unter den angegebenen Verhältnissen stattfindet. Sie beziehen sich auf die Theilungsrichtung des Eileibes; und diese hängt also von sehr verschiedenen Verhältnissen ab, die wir durch meine Versuche kennen lernten. HERTWIG meint dagegen, die Ergebnisse widersprächen sich, so dass die ersteren Ergebnisse unrichtig sein müssten (!) (pag. 146). Diese am Froschei durch die experimentelle Methode gewonnenen Ergebnisse habe ich dann diskutirt, und bin dabei zu dem Resultat gekommen, dass sie in Bezug auf den Kern mit bezüglichen früheren Beobachtungen deskriptiver Forscher an anderen Eiern gut übereinstimmen, und habe diese Übereinstimmung unter direkter Bezugnahme auf VAN BENEDEN's berühmte Arbeit konstatirt. HERTWIG verschweigt letzteres und macht sogar seine Leser glauben, ich hätte mir VAN BENEDEN's Verdienste anzueignen versucht.

HERTWIG beruft sich danach auf R. FICK's am Axolotlei gewonnene, von denen des ganz normalen Froscheies abweichende Befunde hinsichtlich der Richtung der Pigmentstraße (26). Diese

Befunde FICK's entsprechen aber den von mir bei Zwangslage der Froscheier erhaltenen Ergebnissen. FICK hat diese, für seine Eier mindestens diskutable Möglichkeit gar nicht berücksichtigt (s. oben pag. 269) und sie daher auch nicht sachlich geprüft; er hat vielmehr stillschweigend angenommen, dass die Verhältnisse seiner Eier ganz denen normaler Froscheier entsprächen, und hat daher eine auffällige Differenz unser beider Befunde konstatiren zu können geglaubt, aus welcher HERTWIG sogleich den Schluss zieht, dass meine Beobachtungen unrichtig seien.

Dieser Schluss wäre aber durchaus unzulässig, selbst wenn sich herausstellen sollte, dass bei Axolotleiern, welche von vorn herein mit der Eiachse zwanglos eingestellt waren, diese von FICK beschriebenen Biegungen der Bahn des Samenkörpers vorkämen; denn eine bei dem einen Thier sicher konstatirte Thatsache kann nicht durch Beobachtungen an einem anderen Thiere umgestoßen werden.

Noch rechtzeitig, um ihre Besprechung hier einfügen zu können, erhalte ich eine unter HERTWIG's Leitung gemachte Dissertation von L. MICHAELIS über »die Richtungsbestimmung der ersten Furche des Eies«. Der Autor berichtet, dass er bei allen seinen neun Fällen von zur Zeit der ersten Furche noch vorhandener Pigmentstraße des Samenkörpers im Ei von Rana fusca kein Zusammenfallen der ersten Furche weder mit der Penetrationsbahn noch mit der Kopulationsbahn gefunden habe; nur in einem Falle ging die Furche durch die Eintrittsstelle des Samenkörpers, wich aber dann von der Pigmentstraße ab.

Der Autor zieht daraus den Schluss, dass meine Angaben über das Zusammenfallen und die daraus abgeleitete Folgerung unrichtig seien[1]). Ich bedaure dem widersprechen zu müssen, halte vielmehr

[1]) Wir wollen wünschen, dass O. HERTWIG für die wichtigeren seiner späteren, nicht mehr unter dem Einflusse GEGENBAUR's gemachten Abhandlungen, welche meist unter sehr geschickter Verwendung und Deutung der exakten Beobachtungen anderer Autoren verfasst sind, ebenso gute und beweisende Präparate habe, als ich für diese nach ihm nicht existirende Bestimmung der Richtung der ersten Furche des Froscheies durch die Lage der Befruchtungsstelle desselben. Siehe auch oben pag. 180 Anm.

Mir wird es ein Vergnügen sein, auch diese meine, jetzt angefochtenen Präparate, für die sich bisher Niemand interessirte, jedem Kollegen, der es wünscht, hier zu demonstriren. Halle liegt ja sehr central, so dass man oft durchreist; es bedarf nur der vorherigen Benachrichtigung durch eine Postkarte und des Überschlagens eines Zuges, um die Gelegenheit zu dieser Besichtigung zu haben.

meine Angaben vollkommen aufrecht; da das von mir gesehene Zusammenfallen der Richtung der ersten Furchungsebene mit der Penetrationsbahn und Kopulationsbahn bei etwa 70%, für die Kopulationsbahn allein bei 90% der geprüften Eier zutraf. Selbst bei Rana esculenta, wo die Pigmentstraße innerhalb des Eies zur Zeit der ersten Furche nur selten noch zu sehen ist, kann man, wenn — wie es gegen Ende der Laichperiode häufig der Fall ist, — ein »Samenfleck« am Ei (BORN) erkennbar ist, überwiegend häufig wahrnehmen, dass die erste Furche ihn theilt oder dicht neben ihm einschneidet, sofern die Eier von vorn herein vollkommen zwanglos gehalten waren.

Leider berichtet HERTWIG's Schüler über die Aufsetzung und Zwangloshaltung der Eier, also über den für diesen Versuch wichtigsten Umstand, der den Versuch erst zu einem analytischen macht, kein Wort; er scheint ihm also keine besondere Aufmerksamkeit zugewendet zu haben.

Für solchen Versuch setzt man (s. o. pag. 163), um sicher zu gehen, die Eier einzeln auf und zwar gleich mit dem weißen Pol ganz nach unten, und setzt bald (5 Minuten) nach der Besamung viel Wasser zu. Mindestens aber ist dafür zu sorgen, dass die Eier derartig in der Schale vertheilt werden, dass sie einzeln liegen, dass die Samenflüssigkeit (der kein Salz zugesetzt ist) von Anfang höher steht als die Eier, und dass auch nach dem Abgießen des Samens das zugesetzte Wasser die Eier übersteigt. Die einzige von MICHAELIS gemachte Angabe, die, dass die übrigen Eier des Weibchens »normale Embryonen lieferten« beweist nichts für normalen Verlauf des Anfanges der Entwickelung, also der Vorgänge vor und bei der ersten Furchung. Haben dagegen in den Schalen von HERTWIG-MICHAELIS die Eier während der ersten Stunde nach der Besamung, wie es bei der künstlichen Befruchtung zumeist geschieht, in einer Schicht dicht gedrängt, oder gar in zwei Schichten auf einander oder in Klumpen gelegen, so ist bei vielen Eiern Zwangslage während des Befruchtungsaktes vorhanden gewesen, selbst wenn sich die Eier mit nur geringer Verzögerung »gedreht«, also nur wenig verspätet mit ihren hellen Polen nach unten gewendet haben[1]).

[1]) Auch in dieser Arbeit ist, wie immer bei HERTWIG, die Konstatirung der Übereinstimmungen seiner Befunde und Auffassungen mit den meinen, früheren aufs Äußerste beschränkt oder ganz unterlassen. Dahin gehört hier z. B., dass ich (schon 1885) die Bestimmung der Richtung der ersten Furche für das ziemlich »runde« Froschei (in welchem auch HERTWIG

Weiterhin berichtet O. HERTWIG's Schüler auch nichts über die ungefähre Größe der Winkel, um welche in seinen Fällen die Eintrittsstellen des Samenkörpers an der Eiperipherie von den ersten Furchungsebenen entfernt waren, also nichts über die »Vertheilung« der Abweichungen auf die Winkel von 0—90°. Wir

damals noch keine »Richtung der größten Protoplasmamasse« vor der ersten Furchung angenommen hatte, welche nach ihm die Richtung der ersten Furche bestimmen könnte, s. u. pag. 339) von der bilateralsymmetrischen Anordnung der verschiedenen Dottersubstanzen ableitete; ferner dass schwimmende befruchtete Eier sich nach dem Umstoßen viel rascher zurückdrehen als schwimmende unbefruchtete (s. 1, Bd. II. pag. 261, 291); wie denn auch die jetzt von ihm verwendete Schiefstellung der Eiachse für Rana esculenta von mir ermittelt und erklärt worden ist (1, Bd. II. pag. 295).

HERTWIG-MICHAELIS verwenden aber bei ihrer bloß für Rana fusca gegebenen Ableitung eine angeblich normale Schiefeinstellung der Eiachse dieser Species um 45°; dies geschieht unter Berufung auf O. SCHULTZE's frühere Angaben. Dieser Autor hat jedoch auf Grund meiner Widerlegung (1, Bd. II. pag. 258) diese Angabe auf der Anatomenversammlung zu Straßburg zurückgezogen und meiner Aufklärung zugestimmt, dass er durch die von mir ermittelte typische nachträgliche Aufhellung auf einer Hälfte der Unterseite getäuscht worden sei. An diese, zu seiner Auffassung nicht passende Aufhellung glaubt jedoch HERTWIG wieder nicht.

Da unserem Gegner HERTWIG, wie wir früher bereits und hier wieder aufs Neue erkannt haben, das Wesen des »analytischen« Versuchs noch unbekannt ist, er aber meine Versuche, nachdem das seinerseitige jahrelange Verschweigen derselben keinen genügenden Erfolg gehabt hat, außer wie bisher zumeist nur mit der Feder, nunmehr auch durch Nachmachen widerlegen will, so werden wir wohl auch bald lesen, dass er oder einer seiner Schüler die »künstlich lokalisirte Befruchtung«, die er jetzt schon (MICHAELIS, pag. 15) als »wohl nicht ausführbar« bezeichnet hat, »als unmöglich nachgewiesen« habe, dass er keinen Cytotropismus der Furchungszellen habe sehen können (was entschieden leichter ist, als ihn zu sehen, dass er die normale Koincidenz der Medianebene des Embryo mit der ersten Furchungsebene als »irrthümlich erwiesen« habe etc. etc.

Da nach HERTWIG gleiche Einwirkungen auf dieselbe Species von Lebewesen verschiedene Folgen geben (s. o. pag. 256), so könnte ich mich leicht damit über diese voraussichtlichen Ergebnisse HERTWIG's und seiner Schüler trösten. Ich ziehe es jedoch vor, auf solchen allzu wohlfeilen Trost zu verzichten, und stütze mich lieber im Gegentheil auf das von mir vertretene Princip, dass auch bei denselben Organismen gleiche Einwirkungen der Hauptsache nach gleiche Folgen geben (s. o. pag. 118), sowie andererseits auf die Erwartung, dass es doch noch in von mir erlebter Zeit mehreren Autoren gelingen wird, die den meinigen gleichen Versuchsbedingungen herzustellen und dann auch dasselbe zu erhalten. Ich warte gern noch weitere zehn Jahre.

Oder sollte es vielleicht dieser Schrift gelingen, HERTWIG selber mit dem Wesen des analytischen Versuchs so vertraut zu machen, dass er in Zukunft meine Versuche richtig, das heißt, ohne wie bisher immer das Wesentliche derselben zu übersehen, wird nachmachen können?

erfahren somit nicht, ob auf jede Dekade von 0—90° einer seiner neun Fälle kam, so dass also vollkommene Unabhängigkeit der Lage der ersten Furche von der Eintrittsstelle des Samenkörpers daraus hervorginge; oder ob, wie ich vermuthe, die große Mehrzahl der Abweichungen in die Winkel der beiden ersten Dekaden, also zwischen 1—20° fiel, woraus bereits eine bestimmende Wirkung der Sameneintrittsstelle auf die Richtung der ersten Furche sich ergeben würde. Diese Schätzung und Berichterstattung ist ganz unterblieben, obschon sie doch unerlässlich nöthig für die Beurtheilung derartiger Wirkungen ist, und obschon ich auf diese Nothwendigkeit ausdrücklich hingewiesen habe (1, Bd. II. pag. 961 Anm.). Unsere Autoren dagegen sind vollkommen damit zufrieden, ein »Nichtzusammenfallen« konstatirt zu haben, und folgern daraus ohne Weiteres, dass keine Beziehung zwischen der Lage der Eintrittsstelle des Samenkörpers und der Lage der ersten Furche bestehe.

Die dritte »Studie« Hertwig's behandelt einige Definitionen von mir. Nach dem, was unser Autor schon bei der Schilderung und Beurtheilung der von mir ermittelten Thatsachen an Falschem in der Wiedergabe und Interpretation geleistet hat, werden wir uns nicht wundern, dass er bei der Behandlung von Theoretischem darin noch viel weiter geht.

Wir gehen daher hier nicht auf eine Besprechung der von ihm geschaffenen Irrthümer ein; sondern überlassen es denjenigen Lesern, die sich dafür interessiren, sich aus unseren bezüglichen Schriften selber zu informiren (in den gesammelten Abhandlungen liegen dieselben vereinigt vor; durch ein sehr specialisirtes Sachregister ist das Auffinden des jeweilig Gesuchten sehr leicht gemacht).

Die vierte und letzte »Studie« handelt über den von mir entdeckten Cytotropismus der Furchungszellen.

Diese »Studie« ist ein wahres Kabinettstück an Verschweigung des Wesentlichen bei Anwendung reichlicher wörtlicher Citate.

Der Name Cytotropismus (32) bezeichnet die von mir beobachtete Näherung zweier isolirter, in einem indifferenten, nicht rasch schädlich wirkenden Medium liegender und nicht über Größe der Zelldurchmesser von einander entfernter Furchungszellen gegen einander, und zwar die Näherung in »direkter Richtung«, das heißt in Richtung der Verbindung ihrer Massenmittelpunkte. Diese Beobachtung geschieht bei »vollkommener äußerer Ruhe« um die Zellen. Diese Ruhe wurde in den letzten, mit allen Cautelen angestellten

Versuchen dadurch erreicht, dass die Zellen auf einem wagerechten Deckglas lagen, welches in einer feuchten Kammer sich befand, die in einen dicken Objektträger eingeschliffen war und durch ein großes, übergelegtes, den Tropfen berührendes Deckglas vollkommen abgeschlossen wurde; natürlich zugleich unter sorgfältiger Vermeidung jeder äußeren Erschütterung.

Weil ich bei den früheren Versuchen auf dem Boden fixirte Zellen durch starke Erschütterung (vermittels Anblasens) freigemacht habe, glaubt HERTWIG, ich hätte die Zellen »zusammengeblasen« und dies Geschehen für aktive Selbstnäherung genommen. Schon diese Annahme ist für unseren Kritiker bezeichnend. Bis die so freigemachten Zellen wieder neu gezeichnet und ihre Abstände gemessen waren, war diese passive Bewegung schon zur Ruhe gekommen; und dann dauerte es noch 5—10 Minuten oder mehr, bis die Zellen sich zur Berührung näherten.

HERTWIG verschweigt den Lesern die Hauptmomente meiner Versuche: die Näherung in »direkter Richtung«, die »vollkommen« geschlossene Kammer sowie die »vollkommene äußere Ruhe« und berichtet bloß von meinen früheren, ohne Kammer angestellten, mir selber noch Zweifel lassenden Versuchen. Gleichwohl sagt er schließlich: »Wenn ich jetzt alle von ROUX beschriebenen Erscheinungen Revue passiren lasse, so kann ich nichts an ihnen entdecken, was uns berechtigte, den Furchungszellen ein neues besonderes Vermögen beizulegen« etc. Er meint, dass die von mir geschilderten Erscheinungen theils durch Erschütterung oder Strömung in der Flüssigkeit, theils durch zufällige Berührung in Folge amöboider Bewegungen, nicht aber, wie ich vertrete, durch Näherungswirkungen, die von den betheiligten Zellen auf einander ausgeübt werden, bedingt seien.

Bei der Ableitung von amöboider Bewegung theilt er zwar mit, dass ich solche Fälle selber geschildert habe, erwägt aber nicht, dass dabei doch nur ausnahmsweise Näherung in direkter Richtung stattfinden könnte, wie er ja überhaupt dieses wesentlichste Charakteristikum der Sache nicht erwähnt hat. Daher erfahren die Leser auch nicht, dass die cytotropisch sich nähernden Zellen, wie ich angebe, trotz der manchmal vorhandenen geringen Zuspitzung der Zellen gegen einander, oft fast rund erscheinen (32, pag. 59 und 186), indem ihre wagerechten Durchmesser etwa wie 10 zu 11 sich verhalten; so dass also von amöboiden Bewegungen, die zufällig zur Berührung führen, nicht die Rede sein kann.

Weiterhin verschweigt der Autor auch die wichtigen Kontrollversuche, die darin bestanden, dass ganz die gleichen Versuche wie sonst auch mit den Zellen von Eiern angestellt wurden, welche vorher kurze Zeit auf 48° C. erwärmt waren, so dass sie selbst vielleicht 44 bis 46° C. warm geworden waren. Sie lieferten das Ergebnis, dass bei diesen Zellen nie die geringste Näherung zu beobachten war, was doch leicht hätte geschehen müssen, wenn äußeren Einwirkungen der Zellen auf einander, wie Erschütterungen und Strömungen, ein Antheil an den Resultaten zugekommen wäre.

Trotz des Verschweigens gerade aller derjenigen Momente, welche mich veranlassten, eine direkte Wirkung von Zelle zu Zelle als Ursache dieser Näherungen anzunehmen, wagt es Hertwig seinen Lesern schließlich mit den bereits citirten Worten zu kommen: »Wenn ich jetzt alle von Roux beschriebenen Erscheinungen Revue passiren lasse, so kann ich an ihnen nichts finden, was uns berechtigte, den Furchungszellen ein neues Vermögen beizulegen« etc.[1]).

Wir meinen: Er konnte in der ihm gewohnten Weise sagen, er glaube diese Angaben nicht, wie er ja auch an meine Hemiembryonen nicht »glaubt«. Dann waren die Leser orientirt und vermochten sich ihr Theil dabei zu denken; aber er durfte diese Argumente nicht ganz unerwähnt lassen.

Ich erinnerte in meiner Abhandlung zugleich an die Möglichkeit, dass diese Näherungswirkung chemotropisch vermittelt sein könne, ohne mich irgend wie im Speciellen für diese Art der Ableitung fest zu engagiren, da vorläufig keine Thatsachen vorliegen, die eine besondere Deutung auf die diese Näherungsbewegungen vermittelnde Wirkungsweise zulassen. Dem Cytotropismus kommt aber, wie zur Strassen (33) und ich bereits gezeigt haben, ein erheblicher Antheil an der normalen Gestaltung zu. Der Cytotropismus ist also eine typisch gestaltende Wirkungsweise der embryonalen Entwickelung.

Hertwig wundert sich auch über die von mir geäußerte Vermuthung, dass zwischen anderen Zellen liegende Zellen cytotropische

[1]) H. Driesch erwähnt im vorigen Hefte dieses Archivs (Bd. V. pag 133), dass er Hertwig's vorstehend mitgetheilten und von uns beleuchteten Urtheilen über die genannten Specialuntersuchungen am Froschei »im Großen und Ganzen« zustimmt. Er wird wohl nicht verfehlen, die Gründe dieser Zustimmung kund zu geben. Man kann dieselben nicht ohne Weiteres vermuthen, da er selber keine Versuche über das Froschei publicirt hat.

Wirkungen unter letzteren, also wenn diese um mehr als einen Durchmesser von einander entfernt sind, vermitteln können; er verschweigt dabei, dass ich, wenn auch erst in einem Falle, bei solcher Sachlage »direkte« Näherung von zwei Zellen gesehen habe, welche um den dreifachen Durchmesser der kleineren Zelle von einander entfernt waren (5, pag. 422 und 456).

Der Cytotropismus kann, wie ich schon anderweit ausgeführt habe (4, pag. 186; 5, pag. 457 und 32, pag. 480) nicht ausschließlich auf Kapillarität (Oberflächenspannung) beruhen, obschon dies DRIESCH wiederholt vertreten hat, und obschon ich selber der Kapillarität »vermuthungsweise« einen wesentlichen Antheil bei der Ausführung der Näherung zugesprochen habe, indem ich erörterte, dass die Wirkung, welche von der einen Zelle auf die andere ausgeht, lokal die Oberflächenspannung der Zelle herabsetze. Es fehlt bei »ausschließlicher« Ableitung von der Oberflächenspannung aber noch die von der einen Zelle auf die Nachbarzelle und umgekehrt ausgehende Wirkung, welche diese Änderung der Oberflächenspannung veranlasst. Diese Wirkung ist an sich wohl noch nichts so ganz Besonderes, denn O. BÜTSCHLI sagt bezüglich der von ihm künstlich producirten Schaumtropfen (12, pag. 35): »Eigenthümlich ist es, wenn zwei Tropfen gegen einander laufen. Benachbarte Tropfen scheinen hierzu geneigt zu sein; sie stoßen mit den Ausbreitungscentren auf einander, worauf die Strömung in beiden Tropfen viel stärker wird.«

Leider war mir diese interessante Beobachtung BÜTSCHLI's zur Zeit der Abfassung meiner Abhandlung nicht bekannt. Da jeder Tropfen nach BÜTSCHLI nach der Seite seines Ausbreitungscentrums wandert, so müssten sich also die Tropfen in Bezug auf die Lage dieser Centren, wohl in Folge ihres großen Salzgehaltes, der nach außen diffundirt, gegenseitig beeinflussen; die Tropfen würden dabei, entsprechend der von mir erwähnten Möglichkeit (32, pag. 185) nach der Richtung geringster Abnahme der Koncentration wandern. Daneben wäre noch die andere Möglichkeit zu erwägen, dass die Näherung durch von den Tropfen aus im Medium erzeugte Strömungen entstanden wäre, also vielleicht auf ähnliche Weise, wie die direkte Zusammenführung in meinem Versuche der Selbstkopulation 4—6 cm weit von einander (aber auf der Oberfläche des Mediums schwimmender) Chloroformtropfen (s. o. pag. 47 Anm.). Es sei daher daran erinnert, dass bei den cytotropisch wirkenden Furchungszellen trotz besonderer, darauf gerichteter Aufmerksamkeit keine Strömung, weder in der Oberfläche der Zelle noch im Medium zu sehen war; freilich dauerte

ja auch die Zurücklegung selbst der geringen Entfernung von einem Zellradius meist lange Zeit: $^1/_4$—1 Stunde.

Also principiell, das heißt, in Bezug auf die Art des Geschehens, auf die vermittelnde Wirkungsweise ist »vielleicht« solche direkte Selbstnäherung von Zellen gegen einander nicht so schwer vorstellbar; dies wird sie aber sofort, wenn dadurch bestimmte typische Gestaltungen hervorgebracht werden sollen.

---

So haben wir denn nach den allgemeinen Einwendungen Hertwig's gegen die Entwickelungsmechanik auch die speciellen, gegen einige meiner Arbeiten gerichteten kennen gelernt und gesehen, dass auch in dem letzten Falle der größte Theil seiner Polemik und deren Wirkung auf den Leser, neben sehr gewandter Darstellung, in sachlicher Beziehung wesentlich darauf beruht, dass Hertwig das Wesentlichste der Thatsachen, Argumente und Auffassungen des von ihm bekämpften Gegners ganz verschweigt oder in der Hauptsache ganz unrichtig darstellt.

Wenn auch bei Besprechung ausgedehnter Materien und bei großen Meinungsverschiedenheiten Missverständnisse, ja selbst gelegentlich einmal das Übersehen eines hauptsächlichen Momentes der Ansichten des Gegners vorkommen kann, so ist dies hier bei Hertwig doch in einem ganz ungewöhnlichen Maße der Fall.

Jedenfalls werden meine Leser erkannt haben, dass sie in Zukunft Mittheilungen und Kritiken O. Hertwig's über Entwickelungsmechanik im Allgemeinen, wie über meine Arbeiten im Besonderen nur mit größtem Misstrauen aufnehmen und nichts in ihnen ohne eigene sorgfältige Kontrolle, auch schon seiner angeblich thatsächlichen Mittheilungen, glauben dürfen. Die ganze Wirkung eines wissenschaftlichen Autors auf seinen Leser beruht auf der selbstverständlichen Voraussetzung, auf dem Vertrauen, dass der Referent oder Kritiker wenigstens die Thatsachen und Anschauungen des Gegners in der Hauptsache richtig, und im Wesentlichsten vollständig mittheile, nicht aber dem Leser das Wesentlichste und zu seiner Information Nöthigste vorenthalte. Dieses Vertrauen ist von Hertwig in dieser Schrift vollkommen getäuscht worden[1];

[1] Bei diesem Verhalten unseres Gegners war es immerhin gut, dass ich von befreundeter Seite zeitig auf die Existenz dieser gegen die Entwickelungsmechanik und gegen mich gerichteten Schrift aufmerksam gemacht worden bin, um ihr zeitig genug entgegentreten zu können, ehe sich seine unwahren

und er hat sich dabei als ein Meister der »unrichtigen Darstellung bei Anwendung reichlicher wörtlicher Citate« erwiesen (s. o. pagg. 41, 94 Anm., 105, 184, 189, 197).

Wenn es ihm möglich sein sollte, sich doch noch mit Verständnis in unsere Materie einzuarbeiten, so könnte er als ein ausgezeichneter Stilist für die Ausbreitung der Entwickelungsmechanik sehr förderlich wirken.

Doch ist nicht zu übersehen, dass über ein neues und überaus schwieriges Gebiet, auf welchem über die Bedeutung der meisten Thatsachen noch sehr verschiedene Auffassungen mit anscheinend gleichwerthigen Argumenten vertreten werden, auch ein Meister der Darstellung nur dann leichtfasslich und elegant schreiben kann, wenn er sich nicht durch ein Bestreben, exakt zu sein, d. h. jedes Verhältnis bloß dem Grade unserer derzeitigen Gewissheit, richtiger unserer Ungewissheit, entsprechend darzustellen, beengen lässt, sich also nicht durch die Bande der Exaktheit gefesselt fühlt. Wie denn O. Hertwig bekanntlich sogar auf dem durch die Arbeit eines ganzen Jahrhunderts an sicheren Thatsachen und Deutungen so reichen Gebiete der deskriptiven Entwickelungsgeschichte, und selbst in seinem für Studenten geschriebenen Lehrbuche, von dieser Fessellosigkeit einen ausgedehnten Gebrauch macht

## V. Zusammenfassung.

Die allgemeine Aufgabe der Entwickelungsmechanik ist die Erforschung der Ursachen, auf denen die Entstehung, Erhaltung und Rückbildung der organischen Gestaltungen beruht. Die Entwickelungsmechanik hat daher die ursächlichen Wirkungsweisen (resp. die ihnen zu supponirenden Kräfte) zu ermitteln, durch welche diese gestaltenden Wirkungen hervorgebracht werden; dazu gehört auch die Erforschung der nöthigen Bedingungen dieser Wirkungsweisen, also der gestaltenden Beziehungen der Theile des Körpers unter einander und mit der Außenwelt. Für jede einzelne Gestaltung wären alle diese Momente zu erforschen.

Die rein deskriptive, noch mehr die vergleichende Erforschung

Darstellungen im Gedächtnis der Zeitgenossen festsetzen konnten. Andererseits wird die von unseren Lesern gemachte Erfahrung gestatten, dass wir uns zukünftig bei ähnlicher Art der Polemik dieses Autors mit kurzen Hinweisen auf die »Wiederholung« der hier von ihm angewandten Taktik begnügen dürfen.

des normalen Gestaltungsgeschehens gestatten bereits Schlüsse auf solche ursächlichen Beziehungen und Wirkungsweisen, doch nur Schlüsse allgemeinerer, in Bezug auf die Lokalisation und Art der Wirkungen sehr unbestimmter Art (s. pag. 7—12, 38).

Die neue, die besondere Aufgabe der Entwickelungsmechanik beginnt daher da, wo die Leistungsfähigkeit dieser anderen Forschungsweisen aufhört. Doch müssen zur möglichsten Lösung der Aufgaben der Entwickelungsmechanik die causalen Leistungen aller biologischen Forschungsrichtungen zu gegenseitiger Unterstützung, Anregung und Berichtigung zusammengefasst werden.

Zur Lösung dieser besonderen Aufgaben hat die Entwickelungsmechanik der thierischen Organismen eine besondere, von den historischen Forschungsmitteln der anderen morphologischen Disciplinen der Zoobiologie abweichende Methode, die in einer besonderen Art des biologischen, des morphologischen, noch enger in einer besonderen Art des causal-morphologischen Experiments besteht. Diese Methode ist das »analytische« causal-morphologische Experiment (im Unterschied zu dem »unbestimmten« causal-morphologischen Experiment einerseits und zu dem formal-analytischen Experiment andererseits, welche beide auch früher schon mannigfach von Morphologen angewandt wurden und auch jetzt noch angewandt werden, s. o. pag. 132 u. f.). Das causal-analytische Experiment ist das große Hilfsmittel, dem auch auf den anderen Gebieten ursächlicher Forschung: der Physik, Chemie, Physiologie etc. alle exakte Einsicht in ursächliche Verhältnisse zu verdanken ist. Die anderen Arten von Experimenten gestatten nur unbestimmtere ursächliche Ableitungen, welche aber die Entwickelungsmechanik, wie jedes causale Ergebnis, gleichfalls mit verwerthet.

Obgleich das Experiment am lebenden Organismus abnorme Verhältnisse schafft, so ist es doch möglich, aus den gestaltenden Reaktionen, mit denen der Organismus auf diese Eingriffe antwortet, Schlüsse auf die »normalen« gestaltenden Wirkungsweisen, also auf die normalen qualitativen Verhältnisse des gestaltenden Geschehens zu ziehen. Diese Möglichkeit beruht auf der Konstanz der progressiv gestaltenden Reaktionsweisen der Organismen (pag. 121). Um dagegen aus dem Experiment am Lebenden auf quantitative Verhältnisse von Leistungen des normalen Gestaltungsgeschehens zu schließen, ist die Kombination verschiedenartiger Experimente über ein und denselben Vorgang nöthig, da die quantitativen Verhältnisse des Geschehens sehr leicht alterirt werden (pag. 93).

Der Name Entwickelungsmechanik für diesen neuen ursächlichen Zweig der Zoobiologie schließt sich, wie wir sahen (pag. 171), gut an den bisherigen Wortinhalt der dabei verwendeten Worte an. Viele anderen wissenschaftlichen Termini werden anstandslos in einem Sinne gebraucht, der viel weniger mit dem etymologischen Wortinhalt übereinstimmt.

Bezüglich der Auffassungen unseres Gegners O. Hertwig ergab sich, dass er immer das Wesentliche, Besondere unserer Ausführungen sowohl über das Programm wie über die besondere Methode der Entwickelungsmechanik nicht verstanden und gar nicht in sein Bewusstsein aufgenommen, es nicht appercipirt hat. Daher kam er zu dem Schluss, dass die Entwickelungsmechanik keine besonderen Aufgaben und keine besondere Methode habe. Dies erklärt sich weiterhin dadurch, dass der Autor glaubt, mit dem Gebiete des Sichtbaren und des aus ihm zu Erschließenden höre auch das Gebiet der Forschung auf (s. o. pag. 36 u. 45); und indem er sagt: »In dem Entwickelungsprocess eines Thieres legt die Natur dem Forscher ihre Geheimnisse ‚offen' vor, bietet ihm die Quelle unermesslicher Erkenntnis, die nicht erst durch das Experiment erschlossen zu werden braucht« (pag. 37). Wenn dies beides richtig wäre, dann wäre auch die Behauptung Hertwig's, »dass die Entwickelungsmechanik kein besonderes Programm habe«, zutreffend; und natürlich brauchte sie dann auch keine besondere Methode.

Diese Prämisse ist aber nicht richtig. Daher fängt das Specifische der entwickelungsmechanischen Forschung gerade an der Grenze an, an welcher für ihn mit dem Glauben, dass alles Erstrebenswerthe und Erreichbare auch erreicht sei, die Forschung aufhört. Er interpretirt G. Kirchhoff irrthümlich in dem Sinne, dass alles Forschen bloß das sichtbare Geschehen, die Erscheinungen »als solche« zu ermitteln und möglichst vollständig und einfach zu beschreiben habe. Wir vertreten dagegen die Auffassung, dass auch das unsichtbare Geschehen mit Hilfe des Experiments möglichst in seinen Ursachen und Wirkungsweisen zu erforschen sei, und dass alsdann auf Grund der dadurch gewonnenen, und nur auf diese Weise gewinnbaren, möglichst vollständigen Einsicht das bezügliche Geschehen möglichst vollständig und möglichst »einfach«, das heißt das Wesen des betreffenden Geschehens bezeichnend, zu beschreiben sei (pag. 48).

Da die Entwickelungsmechanik als exakte Forschung das organische Gestaltungsgeschehen möglichst weit nur auf die jeweilig bekannten physikalisch-chemischen Wirkungsweisen resp. Kräfte zurück-

zuführen sich bestrebt, so hat sie es nicht mit dem unerforschbaren »Wirken an sich«, nicht mit der metaphysischen Seite des Wirkens zu thun.

Die Auffassung Hertwig's, dass die Physik und Chemie keine gestaltenden Kräfte kennen (s. o. pag. 53), und dass weder einzelne Kräfte noch Kombinationen von Kräften Gestaltungen hervorzubringen vermögen (s. pag. 58), da Kräfte sich immer auf das Allgemeine beziehen, Gestalten aber das Besondere sind (s. pag. 53), wird von uns nicht getheilt.

Diese Auffassung macht es aber begreiflich, dass Hertwig unsere Ableitungen und Bestrebungen nicht verstehen konnte.

Wir haben ersehen, dass alle der Materie zugeschriebenen Kräfte gestaltend wirken, also gestaltende sind, und dass auf typischen, quantitativ und qualitativ verschiedenen Kombinationen dieser Kräfte resp. ihrer Substrate in erster Linie die verschiedene typische Gestaltung der Organismen beruht; dass in zweiter Linie auch die »zugeführten« Energien der Bewegung gestaltenden Antheil nehmen können: einen direkten, indem sie die durch die Kräfte der organisirten Materie aus letzterer aufgebauten Gestaltungen ändern können, und einen indirekten, indem sie die »organische Gestaltungsmaschine« in Betrieb setzen und erhalten (pag. 65).

Es brauchen aber nicht alle Kombinationen von Kräften und Energien sogen. bleibende Gestaltungen zu liefern, wie es die von uns Morphologen untersuchten Gestaltungen sind. Sondern die gestaltenden Wirkungen der Kräfte können rasch vorübergehende und fortwährend sich wiederholende sein, wie bei einer arbeitenden Maschine; das ist bei den Kombinationen von Kräften und Energien der Fall, auf denen die bloßen Erhaltungsfunktionen der Organismen beruhen, welche den Forschungsgegenstand der Physiologen bilden.

Dieses Unterschieds wegen haben wir diejenigen Kombinationen von Kräften resp. Energien, welche bleibende Gestaltungen produciren, als gestaltende κατ' ἐξοχὴν bezeichnet (pag. 50).

Bezüglich der Beurtheilung der speciellen Einwendungen O. Hertwig's und der wenig vertrauenswürdigen Art seiner Berichterstattung und Polemik sei auf die Specialzusammenfassungen und auf die ihnen vorausgegangenen Darlegungen verwiesen (s. pag. 41, 94, 105, 184, 189, 197).

Dagegen schien uns Hertwig's klare Darlegung seiner eigenen Auffassungen und Tendenzen geeignet, unsere Auffassungen und Bestrebungen deutlich dagegen abzugrenzen. Wir nehmen aber nicht

an, dass HERTWIG wirklich der Vertreter des mittleren Niveaus der Auffassungen der derzeitigen deskriptiven und vergleichend-anatomischen Forscher ist; auch sind Vertreter dieser Richtungen bekannt, denen eine weit tiefere Einsicht eigen ist.

Schließlich erscheint es mir für die morphologische Wissenschaft der Organismen ersprießlicher, wenn die Gegner unserer Richtung sich zunächst erst einmal gründlich mit dem Studium unserer Schriften, als sogleich mit der Opposition gegen diese ihnen nicht vertraute Materie befassen würden; und wenn sie nach dieser Information, statt durch Polemik und phantastische Hypothesen, uns durch exakte empirische Arbeit ihrer Art zu bekämpfen und vor dem Forum der Wissenschaft in den Schatten zu stellen versuchen würden.

Wem nicht unser Fortschreiten an sich genügt, sondern wen es drängt, zu ermitteln, welche Forschungsrichtung am meisten zur Vermehrung unserer Erkenntnis beigetragen hat, der kann alle zehn Jahre eine Übersicht der Hauptergebnisse der Forschungen der verschiedenen Richtungen anfertigen. Bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Zahl der Arbeiten und der Zahl der Arbeiter jeder Richtung, wird er dann auch erkennen, welche Richtung ceteris paribus die morphologische Erkenntnis der Lebewesen am meisten zu bereichern geeignet ist.

Ein auf diese Weise und in Hinsicht auf das letztgenannte Ziel geführter Wettkampf wird jedenfalls förderlicher sein, als die heftigste und ausgedehnteste Polemik.

Halle a. S., April 1897.

---

## Zusätze.

Von den der Schrift HERTWIG's angefügten »Zusätzen« wollen wir hier noch einiges Thatsächliche richtig stellen.

1 HERTWIG rügt auf pag. 201) scharf, dass ich in meinen gesammelten Abhandlungen auf pag. 204 gelegentlich der Zusammenfassung früherer Resultate die damals (1883, 1884) erhaltenen halben Embryonen, für die ich erst später (in Beitrag VII) den Namen Hemiembryones laterales und anteriores einführte, gleichwohl einfach mit letzterem Namen nenne, ohne auf dieser Seite diese Benennung durch Einschluss in eckige Klammern als »nachträgliche« kenntlich zu machen.

Er erwähnt jedoch nicht, dass an dieser Stelle auf die zwei früheren Stellen (pag. 174 und pag. 161) verwiesen wird, wo das eine Mal der eine Name fett gedruckt in eckigen Klammern, das andere Mal als Anmerkung in eckigen Klammern beigefügt ist, z. B.: [Diese Art von Missbildung wurde später als Hemiembryo lateralis von mir bezeichnet (s. Nr. 22, pag. 129)].

Er hätte auch wohl mit hinzufügen sollen, dass ich in dieser ersten Schrift statt des späteren Ausdruckes Hemiembryo lateralis den Namen Hemicormus lateralis (1. Bd. II. pag. 174) anwandte. Wenn beides von ihm mitgetheilt worden wäre, so wäre dann wohl sein Vorwurf hinfällig oder kleinlich erschienen und seinen daran geknüpften, ihn charakterisirenden Insinuationen der Boden entzogen worden.

Letztere veranlassen mich noch Folgendes zur Redaktion meiner gesammelten Abhandlungen zu bemerken, was ich nicht versäumt haben würde, noch in der Vorrede zu erwähnen, wenn ich bei ihrer Abfassung an solche Gesinnung eines Lesers gedacht hätte.

Ich habe, inkonsequenter Weise, diejenigen nachträglichen Anmerkungen, welche ihrem Inhalte nach, das heißt, da in ihnen das Wort »später« vorkommt oder da auf eine Arbeit mit angegebener späterer Jahreszahl Bezug genommen wird, sich selber als nachträgliche Zusätze charakterisiren, die eckigen Klammern weggelassen. Es wäre wohl besser gewesen, das Princip der mechanischen Charakterisirung aller nachträglichen Zusätze durch eckige Klammern streng durchzuführen.

Auch habe ich einige Mal einen guten Ausdruck oder eine recht bezeichnende Redewendung, die in einer Arbeit erst an späterer Stelle sich fand, in derselben Abhandlung auch an früherer Stelle bereits in Gebrauch genommen und dasselbe dann gelegentlich auch in späteren Abhandlungen gethan; und außerdem wurden, wie bereits in der Einleitung (pag. XI) mitgetheilt ist, auch sonst manche bloß stilistische Verbesserungen vorgenommen.

Denjenigen Lesern, denen es auf möglichst leichte Kenntnisnahme vom Inhalte meiner Abhandlungen ankommt, werden diese, das Verständnis erleichternden stilistischen Verbesserungen willkommen sein. Wem aber mehr daran gelegen ist, am Einzelnen zu mäkeln, dem wird allerdings eine weniger gute und daher hier und da auch leichter zu missdeutende Stilisirung genehmer sein. Trotzdem bin ich auch diesem, wohl nur von wenigen, missgünstigen Zeitgenossen vertretenen Zweck in so fern entgegengekommen, indem allenthalben die Originalpaginirung eingeführt wurde, so dass jede gerade wichtige Stelle leicht verglichen werden kann, was ohne dieses Hilfsmittel wohl sehr mühsam wäre und daher vielleicht unterbleiben würde.

Ich habe auch bereits bei dem eigenen Gebrauch meiner gesammelten Abhandlungen außer manchen, z. B. auch mir nachtheiligen Druckfehlern (— es sei hier gleich berichtigt, dass auf pag. 942 Anm. des II. Bandes statt H. G. Ziegler, F. Keibel als der Autor zu nennen ist, auf dessen Anregung Dr. Endres meine Anstichversuche am Froschei mit Erfolg nachmachte —), bereits zwei Stellen aufgefunden, an denen zu meinem Erstaunen die eckigen Klammern um eine Einschaltung im Texte fehlten; zum Glück sind es Stellen nebensächlichen Inhaltes; es lässt sich nicht mehr feststellen, ob ich dies, eben in Folge seiner Nebensächlichkeit, übersehen habe, oder ob der Abschreiber oder der Setzer die Schuld trägt. Doch wird wohl kaum ein Autor den Druck von 1900 Seiten besorgen, ohne manchen Druckfehler und sonstigen Irrthum zu übersehen.

2) Auf den pagg. 199 u. f. bringt Hertwig wieder allerhand kleine, aber in ihrer Gesammtheit doch bedeutsame chronistische Irrthümer über das Zeitliche mehrerer meiner Versuche. Es sei daher hier noch Einiges darüber in Erinnerung gebracht.

Mein Beitrag I zur Entwickelungsmechanik, der in der Zeitschrift für Biologie, Bd. XXI, 1885 erschien, und in welchem zuerst über Anstichversuche

am Ei ausführlich berichtet wurde, bezieht sich, wie ich daselbst angegeben habe, nicht auf Versuche aus dem Jahre 1885, sondern aus den Jahren 1882—1884. Die Hauptergebnisse wurden in der »Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur« zu Breslau am 15. Februar 1884, also vor dem Beginn der Laichperiode des Jahres 1884, mitgetheilt, woraus wohl hervorgeht, dass sie spätestens aus dem vorhergehenden Jahre 1883 stammen müssen, da die Laichperiode der Frösche in Deutschland vom März bis Mai dauert. Die ausführliche Abhandlung wurde, wie auch aus der Unterschrift der Arbeit hervorgeht, bereits am Schlusse des Jahres 1884 Herrn Geh. Rath Kühne zur Veröffentlichung übersandt; das Latenzstadium war in jener Zeitschrift damals ein etwas langes so dass die Arbeit erst am Anfang Juli oder Ende Juni erschien.

Beitrag III zur Entwickelungsmechanik, abgedruckt in der Breslauer ärztlichen Zeitschrift vom 28. März 1885, enthält gleichfalls Versuche des vorhergehenden Jahres 1884; und nur ein bei der Laichung des Frühjahres 1885 im März eben frisch gewonnenes Resultat über künstliche lokalisirte Befruchtung konnte noch in Form einer Anmerkung als vorläufige Mittheilung bei der Korrektur zur Ergänzung von früher Gesagtem eingefügt werden, wie 1. Bd. II pag. 301 mitgetheilt worden ist. Die anderen, ausführlich mitgetheilten Versuche, darunter die mit Deformation von Eiern durch Aspiration in Glasröhren, stammen aus dem Jahre 1884, nicht von 1885, wie Hertwig annimmt.

Zugleich findet sich in dieser Abhandlung (1, Bd. II. pag. 325) die Bemerkung, »dass in diesem Jahre (1884, siehe daselbst sieben Zeilen weiter oben alle meine Eier behufs Verwendung der Mehrzahl derselben zu anderen Versuchen, sich wenigstens einige Stunden lang, von der Besamung an in Zwangslage befanden«. Diese anderen Versuche waren, wie die nachträgliche Anmerkung auf derselben Seite der gesammelten Abhandlungen besagt, die Anstichversuche; hier wurde schon 1884 die Methode der genauen Lokalisation des Anstiches angewandt, von der Hertwig (pag. 124) sagt, dass ich sie (1894) »bloß beschrieben« hätte.

Ich habe übrigens nach meiner ersten Publikation nicht erst wieder im Jahre 1887, sondern auch schon in den Jahren 1885 und 1886 neben anderen Versuchen auch Froscheier operirt; leider verschimmelten sie aber zumeist am zweiten oder dritten Tage, so dass ich damals mit meinen Schalen alle in den Osterferien disponiblen Räume der alten Anatomie zu Breslau durchwanderte, um eine günstigere Lokalität zu finden (s. 1, Bd. II. pag. 356).

Da ich die nachstehend erwähnte Taktik eines Gegners nicht ahnte, so habe ich leider verabsäumt, die Thatsache der früheren Gewinnung einiger weiterer Halbbildungen bei Anwendung der kalten Nadel mitzutheilen, weil letztere gegenüber der großen Zahl von über 100 Stück der durch Anstich mit der heißen Nadel gewonnenen Hemiembryonen des Frühjahres 1887 ganz unerheblich waren. In diesem Frühjahre hatte ich in Folge starken Heizens des verwendeten kleinen Zimmers zur Beschleunigung der Froschentwickelung nicht so unter Schimmel zu leiden.

Auf meine anerkennende Bemerkung darüber, dass Hertwig auf Grund meiner Berichtigung über die von ihm irrthümlicher Weise Chabry zugeschriebene Priorität der Anstichversuche an Eiern seinen Irrthum sogleich zurückgenommen habe (37, pag. 458), stellt jetzt Hertwig diese Zurücknahme in Abrede und sagt (pag. 202):

»Ich muss daher Roux ersuchen, durch Angabe der Stelle,

welche er bei seiner Bemerkung im Auge hat, meinem Gedächtnis nachzuhelfen.«

Dem wollen wir gern entsprechen.

In seiner nächsten, nach meiner Berichtigung erschienenen Abhandlung: Über den Einfluss äußerer Bedingungen auf die Entwickelung des Froscheies (Sitzungsber. d. königl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1894. XVII. Gesammtsitzung vom 5. April. Sep.-Abdruck) findet sich auf pag. 2 der Passus: »So kommen oft verschieden geformte Theilbildungen zu Stande, ähnlich denen, welche man erhält, wenn der Experimentator in der von Roux zuerst geübten Weise das Ei während des Furchungsprocesses mit einer erwärmten Nadel ansticht und eine von den beiden oder von den vier ersten Furchungszellen ganz oder theilweise abtödtet.«

Seitdem ist es Hertwig gelungen, nachträglich noch eine Auffassung zu finden, auf Grund deren er diese Priorität mir doch noch entwinden und Chabry zuwenden zu können glaubt. Hertwig verschmäht, wie bei anderer Gelegenheit, so auch hier aber selbst die kleinsten Mittel nicht, um seinen Zweck zu erreichen. So citirt er in Bezug auf meine zweite Abhandlung wiederholt statt Roux's Abhandlung von 1888 oder Roux's Versuche von 1887: Roux's Versuche von 1888, obschon er weiß, dass die durch diese Versuche erhaltenen Embryonen im September 1887 auf der Naturforscherversammlung zu Wiesbaden demonstrirt worden sind, also aus dem »Frühjahr« 1887 stammen müssen, und dass die Abhandlung im December 1887 abgeschlossen wurde. Durch diese kleine Abweichung von der Wahrheit gewinnt jedoch Chabry's Arbeit eine augenfällige Versuchspriorität von einem Jahre vor dem Inhalt meiner zweiten Abhandlung.

Doch handelt es sich bei der Beurtheilung einer Priorität wohl nicht um die zweite, sondern um die erste Abhandlung über denselben Gegenstand.

Chabry selber gedenkt in seiner Arbeit vom Jahre 1887 meiner zwei Jahre vorher publicirten und schon ziemlich umfänglichen Untersuchung mit keinem Worte, sondern sagt, wie ich vorher in meiner Arbeit auch: er habe mit diesen Anstichversuchen der Forschung ein neues Gebiet erschlossen.

Chabry's Material, Ascidien, deren Entwickelung Chabry nach seinen Angaben unter Pouchet im Sommer 1885 studirte, hat den Vortheil, dass jede in beliebiger Weise angestochene Furchungszelle von selber in toto abstirbt; während man beim Froschei die größte Mühe hat, eine ganze Zelle der ersten beiden Furchungszellen todt zu bekommen, ohne die Nachbarzelle mit zu verletzen.

Wie wesentlich dieser günstige Zufall ist, hat Niemand deutlicher erfahren, als Hertwig; denn wenn sich auch beim Froschei das Wesentliche, das Analytische des Versuchs nach dem einfachen Anstechen wie bei den Ascidien so von selber machte, wäre es ihm wohl nicht misslungen, meinen analytischen Versuch nachzumachen (s. o. pag. 145).

Chabry hat in Folge dieser Gunst des Materials vielleicht (?) eher als ich eine ganze der beiden »ersten« Furchungszellen getödtet, aber gerade nach Driesch's und Hertwig's Deutung dabei überhaupt keine Hemiembryonen erhalten; während ich einige Jahre vorher schon (1883 und 1884) ein halbes Ei durch Anstechen getödtet und dadurch Hemiembryonen erhalten hatte, und zwar zweimal nach Anstich kurze Zeit vor der »ersten« Furchung (1, Bd. II. pag. 161), in anderen Fällen nach der vierten und fünften Furchung (1, Bd. II. pag. 174).

Auf Grund dieses Unterschiedes will jetzt HERTWIG CHABRY die Priorität dieser »Forschungsmethode« zuschreiben; er verwendet dabei selbst den Umstand, dass CHABRY jetzt todt ist, sich also nicht mehr selber aussprechen kann. Doch wird dieser Umstand, von O. HERTWIG abgesehen, wohl für Niemanden etwas an dem klaren Thatbestand ändern, dass ich vor CHABRY diese »Methode« anwandte, dass meine erste Arbeit 1885, die CHABRY's 1887 erschienen ist, und dass in der meinigen bereits über künstliche, durch Anstich erhaltene, seitliche und vordere halbe Embryonen berichtet wird, während CHABRY in seiner Arbeit selber mittheilt, dass er seine Untersuchungen überhaupt erst im Jahre 1885 begonnen habe. Das Urtheil darüber, wer danach diese Forschungsmethode früher angewendet und mit ihr gewonnene Ergebnisse publicirt hat, sowie überhaupt über diese Bestrebungen O. HERTWIG's, bleibe den Lesern überlassen.

3) Auf pag. 109 berichtet HERTWIG, ich hätte (1, Bd. II. pag. 972) meine Beobachtungen, dass Eier sich in einer der Regel HERTWIG's, von der »Einstellung der Kernspindel in die Richtung der größten Protoplasmamasse«, widersprechenden Weise gefurcht haben, als auf Irrthum beruhend berichtigt. Das ist durchaus unrichtig. Ich habe bloß mitgetheilt, dass dies Vorkommnis nicht so häufig ist, als ich früher glaubte; hierbei lag eine besondere, von mir quantitativ unterschätzte optische Täuschung vor. Die Thatsache dieser Abweichungen selber habe ich (pag. 973) für eine geringere Zahl von sicheren Fällen ausdrücklich aufrecht erhalten und anderen Orts (1, Bd. II. pag. 866) noch neue Beispiele dazu aufgeführt.

Übrigens sei zugleich nochmals (s. 1, Bd. II. pag. 974 und 975) betont, dass HERTWIG's Formulirung: Einstellung der Kernspindel in »die« Richtung der »größten Protoplasmamasse«, nichtssagend, also unrichtig ist; es muss heißen: Einstellung in die »größte Richtung der dicht zusammengeschlossenen Protoplasmamasse«; denn auch die dabei gemeinte, von Nahrungsdotter fast freie Hauptmasse des Protoplasmas hat natürlich unendlich viele Richtungen; trotzdem wird diese widersinnige Fassung von Vielen zustimmend reproducirt. Die Regel müsste also lauten: die Kernspindel stellt sich in die größte Richtung der in sich dicht zusammengeschlossenen Protoplasmamasse (HERTWIG) oder aber anderen Falls auch, wie ich bei bilateral symmetrischer Gestaltung gefunden habe, rechtwinkelig dazu (ROUX); auch kann schiefe Stellung dazu eintreten, wobei dann nachträgliche Umordnung der peripheren Protoplasmatheile stattfinden kann (ROUX (1, Bd. II. pag. 327, 340, 402 und 928). Da aber nicht immer diese ganze Protoplasmamasse bei solcher Einstellung aktivirt ist (z. B. bei der Bildung der Richtungskörper), so habe ich später eine mehr dynamische Fassung für die Einstellungsursache der Kernspindel gegeben (1, Bd. II. pag. 975).

4) Nachträgliche Zufügung. Anlässlich der oben auf pag. 2 des zuerst ausgegebenen ersten Theiles angekündigten (auf pag. 111 erfolgten) Besprechung der Einwendung Prof. O. BÜTSCHLI's gegen den Nutzen des »Experiments am Lebenden« für die Entwickelungsmechanik theilt uns der Autor mit, dass er schon bald nach ihrer vorjährigen Aussprache ihre nur theilweise Berechtigung erkannt hat. Prof. BÜTSCHLI vertritt zugleich dieselbe Einschränkung, die wir ihr oben haben folgen lassen, so dass statt einer Differenz eine sehr erfreuliche Übereinstimmung unserer bezüglichen Ansichten besteht.

## Litteraturverzeichnis.

1) WILH. ROUX, Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik. Leipzig 1895. Bd. I u. II.
2) Derselbe, »Einleitung« zum Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. Dies Archiv. Bd. I. pag. 1—38. 1894.
3) O. BÜTSCHLI. Betrachtungen über Hypothese und Beobachtung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1896. pag. 7—16.
4) WILH. ROUX, Über den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca). Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. I. 1894.
5) Derselbe, Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich berührender Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. III. 1896.
6) CARL ERNST V. BAER, Über Entwickelungsgeschichte der Thiere, Beobachtung und Reflexion. Theil I. 1828. pag. 22.
7) WILH. ROUX, Über die Verzweigung der Blutgefäße des Menschen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 12. 1878 und Bd. 13. 1879.
8) ERNST HAECKEL, Anthropogenie. 4. Aufl. 1891.
9) WILHELM MÜLLER, Die Massenverhältnisse des menschlichen Herzens. Hamburg 1883. Das erwähnte Referat steht in der Breslauer ärztlichen Zeitschrift. 1883. Nr. 15. pag. 164 u. f.; es ist zum Theil wieder abgedruckt in meinen gesammelten Abhandlungen. Bd. II. pag. 21—23.
10) WILH. ROUX, Über die Bedeutung »geringer« Verschiedenheiten der relativen Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas nebst Erörterung über die nächsten Ursachen der Anordnung und Gestalt der ersten Furchungszellen. Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. IV. pag. 1—74. 1896.
11) O. BÜTSCHLI, Vorwort zu den Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien. 1876.
12) Derselbe, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Versuche und Beobachtungen zur Lösung der Frage nach den physikalischen Bedingungen der Lebenserscheinungen. Leipzig 1892. Sowie mehrere frühere und spätere bezügliche Abhandlungen.
13) M. TRAUBE, Archiv f. Anat. u. Physiol. u. wiss. Med. 1867.
14) G. BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
15) G. QUINCKE, Über periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Ann. d. Physik u. Chemie. 1888. Bd. 35.
16) M. HEIDENHAIN, Cytomechanische Studien. Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. I. 1895 und Verhandl. d. anat. Ges. zu Berlin. 1896.
17) L. RHUMBLER, a) Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kerntheilung. Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. III. 1896.
b) Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? l. c. Bd. IV. 1897.
18) H. DRIESCH, Über den Antheil zufälliger individueller Verschiedenheiten an ontogenetischen Versuchsresultaten. Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. III. pag. 295—300. 1896.
19) Derselbe, Analytische Theorie der organischen Entwickelung. Leipzig 1894.

20) Curt Herbst, Experimentelle Untersuchnngen über den Einfluss der veränderten chemischen Znsammensetznng des umgebenden Mediums auf die Entwickelnng der Thiere. I n. II in den Mittheilnngen ans d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XI; III—VI in dem Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. II. 1896.

21) W. Preyer, Specielle Physiologie des Embryo. Leipzig 1885. 638 Seiten.

22) Ludw. Fick, Über die Ursachen der Knochenformen. Experimentalnntersuchnngen. Marhnrg 1857 u. 1858.

23) Gust. Kirchhoff, Vorlesnngen über mathematische Physik: Mechanik. Leipzig 1876.

24) Gust. Born, Experimentelle Untersnchungen über die Entstehnng der Geschlechtsunterschiede. Breslaner ärztl. Zeitschr. 1881. Nr. 3 u. 4.

25) A. Rauber, Die Theorien der excessiven Monstra. Zweiter Beitrag. Virchow's Archiv. Bd. 74. 1878. pag. 117.

26) Rud. Fick, Über die Reifung nnd Befrnchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1893. Bd. 56. pag. 576.

27) C. Weigert, Nene Fragestellnngen in der pathologischen Anatomie. Vortrag, geh. anf d. Natnrf.-Vers. zn Frankfnrt. 1896. Dentsch. med. Wochenschrift. 1896. Nr. 40.

28) Heinr. Hertz, Die Principien der Mechanik, in nenem Znsammenhange dargestellt. Mit einem Vorwort von H. von Helmholtz. Leipzig 1894. (Gesammelte Werke. Bd. III.)

29) O. Schultze, Über die Entwickelnng der Mednllarplatte des Froscheies. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1882. Bd. 47.

30) B. Solger, Der gegenwärtige Stand der Lehre von der Knochenarchitektur. 1 Taf. Untersuch. z. Natnrl. d. Menschen n. d. Thiere. 1896. Bd. 16. H. 1, 2. pag. 187—318.

31) Hermann Lotze, Grnndzüge der Metaphysik. Leipzig 1883.

32) Wilh. Roux, Zu H. Driesch's »Analytischer Theorie der organischen Entwickelnng«. Archiv f. Entwickelnngsmechanik. Bd. IV. 1896. pag. 480.

33) O. zur Strassen, Embryonalentwickelnng der Ascaris megalocephala. Archiv f. Entwickelnngsmechanik. Bd. III. 1896.

34) Wilh. Roux, in: Verhandl. d. anat. Ges. zn Straßbnrg. 1894. pag. 147—149.

35) Derselbe, Über die verschiedene Entwickelung isolirter erster Blastomeren. Archiv f. Entwickelnngsmechanik. Bd. I. 1895. pag. 597 n. f.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.